ANHANGSORGANE DER FLECHTEN

IHRE STRUKTUREN UND IHRE SYSTEMATISCHE VERTEILUNG

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie (23)
der Freien Universität Berlin
D 188

vorgelegt von

Brigitte Hannemann

aus Quedlinburg

1973

1. Referent: Professor Dr. rer. nat. JOSEF POELT

2. Referent: Professor Dr. rer. nat. HANNES HERTEL

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 11. Juli 1973

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552710_0023

BIBLIOTHECA LICHENOLOGICA

Herausgegeben von

J. Cramer

BAND 1

ANHANGSORGANE DER FLECHTEN

ihre Strukturen und ihre systematische Verteilung

von

BRIGITTE HANNEMANN

Mit 66 Tafeln

3301 LEHRE
VERLAG VON J. CRAMER
1973

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Unterstützung
der Ernst-Reuter-Gesellschaft der Förderer und Freunde
der Freien Universität Berlin e.V.

INHALT

Seite

Einleitung 1

A. Methoden (mit ausführlicher Darstellung der Gelatine-Gefrierschnitt-Methode) 2
B. Terminologie 4
C. Flechten mit Anhangsorganen in ± systematischer Gruppierung 17

I. PARMELIACEAE 17
1) Parmelia 17
c) Haftscheiben bei Strauchflechten - ein Vergleich . . . 31
2) Omphalodium 35
3) Cetraria 38
4) Cetrelia und Platismatia 42
5) Pannoparmelia 44

II. ANZIACEAE 46

III. CLADONIINEAE 50

IV. UMBILICARIACEAE und andere NABELFLECHTEN . . 57
1) Umbilicaria 57
2) Dermatocarpon 66
3) Zusammenstellung von genabelten Flechten 68

V. BUELLIINEAE 71
1) Candelariaceae 73
2) Teloschistaceae 73
3) Physciaceae 75

VI. PELTIGERINEAE und andere BLAUALGENFLECHTEN . . 78
1) Peltigeraceae 79
2) Nephromataceae 82
3) Lobariaceae 82

4) Collemataceae 84
5) Coccocarpiaceae 85
6) Pannariaceae 86

D. Lagerform und Anhangsorgane - ein Konvergenzphänomen . 87
Gattungsliste 91

E. Wasseraufnahme 97

Zusammenfassung 97
Summary 100

Literaturverzeichnis 102

Index der untersuchten Herbarproben 107

Erklärungen zu den Abbildungen 111

Tabellen und Abbildungen 124

EINLEITUNG

Das Sammeln geht der Wissenschaft immer voraus.

(Adalbert Stifter)

Die bei vielen Flechten verbreiteten Anhangsorgane wie Rhizinen, Cilien, Haare, Nabel und Haftscheiben sind allen Lichenologen wohlbekannt. Diese Flechtengebilde sind vielfach in der Literatur erwähnt und mit den verschiedensten Namen belegt worden. Besonders in Bestimmungswerken sind sie von Bedeutung, da sie sippenspezifisch auftreten können.

In dieser Arbeit soll ein, wenn nicht umfassender, so doch recht ausführlicher kritischer Vergleich von Flechtenanhangsgebilden versucht werden. Ihm liegen intensive morphologische und anatomische Untersuchungen zugrunde, die sich am besten in Abbildungen wiedergeben lassen. So soll der international verständlichen Bildersprache ein besonders breiter Raum gegeben werden. Anregungen für die einzelnen Untersuchungsobjekte erhielt ich durch viele Vorschläge und Hinweise von Herrn Prof. Dr. J. POELT und aus der umfangreichen Literatur. Etliches aus dieser literarischen Forschung wird im Zusammenhang mit den entsprechenden Gattungen und Familien diskutiert.

Als ein wichtiger Teil dieser Arbeit soll eine sinnvolle Terminologie für die verschiedenen Flechtenanhangsgebilde vorgeschlagen werden.

Im Mittelpunkt meiner Untersuchungen stehen die bisher allgemein mit dem Begriff "Rhizine" bezeichneten Flechtenanhänge: ± fädige Gebilde an der Unterseite von Schuppen-, Laub- und Strauchflechten, die in vielen Fällen der Anheftung dienen. Welche Vielfalt von Analogien sich unter diesem rein morphologisch beschreibenden Terminus verbirgt, soll vorliegende Arbeit zeigen.

Neben Stichproben aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Flechten sind auch einige Besonderheiten hervorgehoben worden; dazu gehören der sogenannte "Hypothallus" von Anzia und Pannoparmelia, die unterseitigen Wülste und Strukturen von Omphalodium arizonicum und die "Adern" der submersen Hydrothyria venosa.

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die mir in irgendeiner Weise bei meiner Arbeit behilflich waren! Vor allem danke ich meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. J. POELT, der mir seine reichhaltige, gut bestimmte Flechtensammlung frei zur Verfügung stellte und mir so die Möglichkeit gab, viele Proben anzusehen und zu vergleichen. Frau A. TRÖGER danke ich für zeichnerische Ratschläge, Frau Prof. Dr. U. GEISSLER für die Einweisung ins Fotomikroskopieren, Fräulein R. DUDAT für fotografische Hilfe, Frau V. FREIGANG für die Übersetzung der schwedischen SERNANDER-Arbeit und Herrn Prof. Dr. H. HERTEL für manchen Rat und Hinweis.

A. METHODEN

Untersucht wurde durchweg Herbarmaterial, und zwar zum ganz überwiegenden Teil aus der Flechtensammlung POELT (s. Probenliste).

Für morphologische Beobachtungen und räumliche Zeichnungen wurde ein Zeiss-Stereomikroskop (10- bis 80-fache Vergrößerung) verwandt. Zur anatomischen Analyse von Schnittpräparaten stand mir ein Zeiss-Forschungsmikroskop zur Verfügung.
Zum bequemeren Vergleich der vielfältigen Objekte habe ich eine große Anzahl von Fotos hergestellt. Davon wurden die Negative mit zur Anfertigung von Mikrozeichnungen herangezogen, für deren Grobausführung ich ein Liesegang Antiskop benutzte (mit dem Antiskop läßt sich eine Abbildung beliebig vergrößern).
Die Mikrofotos wurden mit dem Fotomikroskop Orthoplan und der Kamera Orthomat von Leitz aufgenommen. Lupenfotos wurden am Wild-Stereomikroskop mit zwei Montalampen und dem Makroring-Blitz-Gerät (Leitz) jeweils mit Hilfe einer Kleinbildkamera Leica von Leitz gemacht. Es wurden Agfa 15 DIN-Filme (Isopan IFF) benutzt.

Die Schnittpräparate wurden am Kryomat-Gefriermikrotom Leitz angefertigt.
Zur Lösung meiner Aufgaben waren die üblichen Gefrierschnitte jedoch nicht gut brauchbar, da bestimmte Forderungen erfüllt werden mußten:

1. Die winzigen Flechtenanhangsorgane sollten längs und dabei nur wenige μ dick geschnitten und außerdem im Gewebezusammenhang mit dem übrigen Thallus sein.
2. Ich brauchte Serienschnitte, um sichere Aussagen machen zu können, z. B. ob es sich um einen medianen Schnitt durch eine Rindenrhizine handelt, oder ob etwa nur die äußere Rinde einer berindeten Markrhizine angeschnitten wurde.

Durch Anregung aus mikrotechnischen Publikationen und eigenes Probieren habe ich eine ziemlich bequeme Technik für das Gefriermikrotom gefunden, die diese Forderungen erfüllt und es mir erlaubt, die umständliche und für Flechten weniger geeignete Paraffinmethode zu umgehen. Der Arbeitsgang soll deshalb nachfolgend in Einzelheiten wiedergegeben werden.

Gelatineeinbettung von Flechten - eine brauchbare Methode zur Herstellung von Serienschnitten mit dem Gefriermikrotom.
Arbeitsgang:
1. Kleine Flechtenproben werden in Objektschälchen gegeben, kurz mit Wasser benetzt, dann mit warmer ca. 20%iger Gelatinelösung begossen (die zur besseren Haltbarkeit mit Thymolwasser hergestellt wird), mit einem Glasplättchen bedeckt und mindestens 15 Min. lang auf einer Thermoplatte bei 60 bis 70° C gehalten.

2. Das Gefriermikrotom wird auf eine Temperatur von -28° bis -30° C eingestellt. Auf dem Kühltisch wird ein angefeuchtetes Filtrierpapier angefroren (erlaubt ein sauberes und bequemes Arbeiten). Dann bringt man - am besten mit einer gebogenen Pinzette- tropfenweise die heiße Gelatinelösung auf den Gefriertisch. Die Gelatine erstarrt äußerst schnell und wird

dabei milchigweiß. In die noch flüssige obere Gelatineschicht setzt man mit der Pinzette das Objekt. Man kann das Thallusstück dabei gut orientieren - und sogar ein länglich schmales Stück aufrecht halten, indem man es mit der Pinzette noch einen Moment stützt, bis die erstarrende Gelatine es hält. Mit einem weiteren Gelatine-Tropfen wird das Objekt noch umhüllt.

Ist der Block fest durchgefroren, läßt man ihn (zur Konsistenzverbesserung) noch einmal antauen, was bei unserem Mikrotom mit einer Taste zur kurzen Erwärmung gut möglich ist. Der Block rutscht dabei etwas zusammen, was man vorher in Rechnung setzen muß. Wenn es nötig ist, das Objekt vielleicht noch nicht richtig orientiert war, kann man jetzt den Block noch mitsamt dem Rundfilter drehen. Sodann läßt man erneut durchfrieren, bis der Gelatineblock durchweg milchigweiß ist. Nun wird der Gefriertisch auf -20°C (die günstigste Schneidetemperatur) erwärmt und gleichzeitig die Messerkühlung eingeschaltet. Den Block kann man ohne Schwierigkeit auf das richtige Format zurechtschneiden. Die Gelatine hat eine paraffinartige Konsistenz und läßt sich ohne Splittergefahr schneiden. (Die klebrigen Gelatineabfälle fängt man auf einem Stück Papier oder in einem Gefäß auf).

3. Um dünne und gut gestreckte Schnitte zu erhalten, verfährt man folgendermaßen:
Man gibt auf die Schnittfläche mit einem feinen Pinsel einen Wasserfilm und zieht gleich, noch ehe das Wasser festgefroren ist, langsam das Messer durch. Danach führt man das Messer noch einmal über den Block, wobei kein Schnitt entsteht, und kann sodann den nächsten Wasserfilm setzen usw.
Die Schnitte fallen auf diese Weise als relativ dicke und glatte Scheiben an. Die günstigste Einstellung am Mikrotom liegt bei 10 bis 12μ.
Man überträgt die Schnitte einzeln mit einem trockenen Pinsel auf den Objektträger und kann so mit etwas Geduld ganze Schnittserien erhalten.
Etwas Schwierigkeiten bereitet das Messer, das bei der starken Kühlung und dieser etwas langsamen Arbeitsweise ziemlich stark bereift. Den zum Schneiden wichtigen Messerbereich kann man mit Alkohol-Glycerin enteisen oder bequemer nur mit einem um den Finger gelegten Lappen vorsichtig abreiben, wobei die Handwärme wirksam wird.

Die in Reihen auf dem Objektträger angeordneten Schnitte läßt man ca. 60 Min. an der Luft trocknen und kann sie dann mit Lactophenol-Cottonblue-Lösung und Deckglas versehen. Die verbleibende Gelatine stört dabei nicht.

Eine intensive Blautönung des Plasmas an teilweise schwer färbbaren Objekten habe ich mit folgender Sukzedanfärbung erreicht:
Die Schnitte werden einige Minuten mit frisch bereiteter wässriger Eosinlösung behandelt; dann werden die meist abschwimmenden Objekte mit einer feinen Insektennadel auf einen Objektträger mit Cottonblue-Lactophenol übertragen und eingedeckelt.
Die ersten so angefertigten Präparate sind jetzt, nach zwei Jahren, noch gut verwendbar.

Wenn nicht anders vermerkt, enthalten die Hyphen der untersuchten Anhangsorgane färbbares Plasma.

B. TERMINOLOGIE

Zu Beginn sollen die hier auftretenden Begriffe abgegrenzt und wo nötig, neu definiert bzw. formuliert werden (s. Tab. 1).

Unter dem Oberbegriff ANHANGSORGANE (oder ANHANGSGEBILDE) sollen alle algenfreien Bildungen der Flechten zusammengefaßt werden, die sich als Fortsätze am Thallus erkennen lassen, auf der Oberseite, auf der Unterseite oder marginal.

Z. T. ist die Funktion dieser Gebilde noch recht ungeklärt, z. T. kann man aber von echter Organfunktion sprechen, d. h. sie spielen eine unentbehrliche oder mindestens wichtige Rolle für das Flechtenleben.

Letzteres kann man in erster Linie von den HAFTORGANEN sagen. Ich möchte diesen Terminus als Oberbegriff für alle in den Dienst der Anheftung tretenden Anhangsorgane gebrauchen, also rein funktionell verstanden wissen. Dabei sollen unterschieden werden:

I. PRIMÄRE HAFTORGANE:
Anhangsorgane, die stets oder vorwiegend der Anheftung dienen und auch bauplanmäßig als Haftorgane angelegt werden.

II. SEKUNDÄRE HAFTORGANE oder HAPTEREN:

a) Anhangsorgane, die primär nicht als Haftorgane angelegt sind, aber gelegentlich bei Kontaktreiz eine Anheftung übernehmen können (z. B. Cilien, Haare).
b) Hapteren, die als Anhangsorgane erst bei Kontaktreiz an beliebiger Stelle des Thallus gebildet werden.

Die Geschichte des Begriffs "Haptere" soll im Zusammenhang mit den Cladonien erläutert werden.

Nachfolgend sollen die PRIMÄREN HAFTORGANE besprochen werden:

RHIZINEN (griech. rhiza = Wurzel; griech. + lat. -ineus = -artig)
Mangels einer Definition wurden in der Literatur verschiedenste, ganz inhomogene Dinge mit dem Terminus "Rhizine" bezeichnet - von einfachen Mycelfäden, die aus der Gallertscheide von Stigonema-Algen bei den Flechten Spilonema und Epheba heraustreten, über die Rhizinen im Sinne der folgenden Darstellung, bis zu den unterseitigen Anhangsgebilden der Umbilicarien, die so gut wie nie der Anheftung dienen. - So hat dieser Ausdruck eigentlich keinen richtigen Sinn.

Der Begriff soll hier folgendermaßen abgegrenzt werden:

Eine + RHIZINE ist ein kompakter Hyphenstrang an der Thallusunterseite von + begrenztem und vorwiegend apikalem Längenwachstum, der zur Anheftung dient oder mindestens fakultativ dienen kann. ("Fakultativ" heißt hier: die Anheftung des Thallus erfolgt mittels dieser Anhänge, auch wenn ein gewisser Teil der Rhizinen keinen Kontakt mit dem Substrat hat). Rhizinen sind meist in + großer Anzahl am Thallus vorhanden und können aus der Rinde oder dem Mark oder beiden Thallusschichten hervorgehen.

Zur genaueren Bezeichnung sollen deshalb folgende anatomische Rhizinentypen unterschieden werden:

RINDEN-RHIZINEN: sind von der festen, den Thallus nach unten begrenzenden Cortexschicht gebildete Rhizinen. Einige Rindenrhizinen zeigen in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium ein markähnliches Zentrum, das jedoch auch von Rindenzellen seinen Ausgang genommen hat.

MARK-RHIZINEN: entstehen aus der Markschicht. Reine Markrhizinen finden sich nur bei Flechten, denen eine untere Rinde fehlt.

BERINDETE MARK-RHIZINEN: entspringen, bis auf eine dünne Cortexumkleidung, der über der Rinde gelegenen Markschicht des Thallus.

Auch in dieser engeren Begriffsfassung sind die Rhizinen keine homologen Organe wie etwa die Wurzeln höherer Pflanzen. Sicherlich sind sie entwicklungsgeschichtlich genauso unabhängig voneinander entstanden wie die verschiedenen Flechtengruppen selbst. Dagegen handelt es sich innerhalb natürlicher Gruppen sicher um homologe Erscheinungen.
Man findet in der Literatur eine Einteilung von Rhizinentypen nach morphologischen Besonderheiten (Verzweigungsformen). Diese sind in einigen Fällen wohl spezifisch, doch z. T. nicht nur auf Rhizinen beschränkt. So sollen Bezeichnungen, welche die äußere Form beschreiben, nicht zu einer Typenaufstellung herangezogen, sondern mehr als Attribute verwendet werden (s. Fig. 2).

Der Ausdruck "Rhizoid" (griech. eidos = Aussehen, -eides = -förmig) wird als Bezeichnung für wurzelähnliche Gebilde ganz generell bei Thallophyten und sehr häufig auch für alle möglichen Flechtenanhangsorgane benutzt, so daß diesem Begriff eigentlich keine umschriebene Bedeutung zukommt. Definiert ist der Begriff "Rhizoid" nur für die Moose, wo damit einzellige oder einzellreihige, unterseitige Haarbildungen charakterisiert werden.
Um bestimmte Flechtenanhangsorgane zu benennen, die vorher auch unter der Sammelbezeichnung "Rhizoiden" liefen, möchte ich deshalb ein etwas abgewandeltes Wort vorschlagen:

RHIZOPTEN [1] (griech. rhiza = Wurzel; opsis = Aussehen, Gesicht)
Unter Rhizopten sollen $\overset{+}{-}$ lockere Hyphenbüschel an der Thallusunterseite verstanden werden, die der Anheftung dienen oder fakultativ dienen können.

Die Rhizopten unterscheiden sich von den Rhizinen nur dadurch, daß ihre Hyphen kein festes Plectenchym bilden, sondern nur $\overset{+}{-}$ locker verdrillt sind, oder aus Gruppen von Einzelhyphen bestehen.

Wenn die Rhizopten eine $\overset{+}{-}$ zusammenhängende Wollschicht auf der Unterseite bilden, wie etwa bei Pannaria, Coccocarpia u. a. Flechtengattungen, soll von ERIOSTRATUM (griech. erion = Wolle; lat. stratum = Lager, Polster, Decke) gesprochen werden. Der manchmal hierfür benutzte und sonst sehr uneinheitlich gebrauchte Terminus "Tomentum" soll in dieser Arbeit nicht

---

[1] (Bei meiner Suche nach einer differenzierteren Benennung riet mir Herr Prof. POELT zu diesem Terminus. Sprachlich besteht zwischen Rhizine, Rhizoid und Rhizopte so gut wie kein Bedeutungsunterschied, nur definitionsmäßig soll darunter etwas anderes verstanden werden.

Verwendung finden; er wird meist für eine feine Haarbedeckung (auch auf der Oberseite) angewandt.

RHIZOHYPHEN sind der Anheftung dienende, auswachsenden Einzelhyphen an der Thallusunterseite.
Aus dem Zusammentreten von Rhizohyphen in ± definierte Gruppen entstehen Rhizopten.
E. BACHMANN spricht bei der Anheftungszone von gneisbewohnenden Flechten von "Rhizoidenzone" und beschreibt gestreckte, in die Felsspalten eindringende Hyphen. Man sollte in solchen Fällen zukünftig von "Rhizohyphenzone" sprechen.

RHIZINENSTRÄNGE (dieser Begriff geht auf die Arbeit von POELT & BAUMGÄRTNER, 1963, zurück): ± kompakte Hyphenstränge, die sich auch in einen lockeren Hyphenfilz auflösen können, an der Unterseite von Erd- und Spaltenflechten verschiedenster systematischer Gruppen. Diese unterscheiden sich von Rhizinen durch ziemlich unbegrenztes Wachstum, das sowohl apikal als auch interkalar sein kann, durch das verhältnismäßig tiefe Eindringen ins Substrat und eine damit verbundene unregelmäßige Verzweigungsweise, die z. T. an Wurzelsysteme höherer Pflanzen erinnert.

Die Rhizinenstränge treten als morphologische Analogien bei bestimmten, vergleichbaren Ökoelementen auf. Sie dienen als Verankerungsorgane an ökologisch extremen Standorten, wo die Witterung dauernd lockernd auf die obersten Bodenschichten einwirkt.
Nach verschiedenen Organisationsstufen seien noch unterschieden:

a) Rhizinenstränge bei placodialen Flechten
(eingehend in der Arbeit von POELT & BAUMG. behandelt und hier nur kurz, der Vollständigkeit der Begriffe halber, referiert): Placodiale Flechten sind schuppenförmige erd- und spaltenbewohnende Lichenes. Diese Organisationsstufe, die vielleicht etwas unter der der Blattflechten steht, ist keinesfalls primitiv, sondern eher abgeleitet.
In der erwähnten Arbeit werden folgende drei Rhizinenstrang-Typen unterschieden:
1. Squamarina-Typ (am höchsten entwickelt): pfahlwurzelähnlicher, verästelter Strang, aus längsverlaufenden Hyphen gebildet, mit einem zentralen, plasmareichen Mark-Kern und einer Art äußeren "Borkenschicht" aus dickwandigen, absterbenden Hyphen. In Erde enden die Verästelungen meist mit einem Hyphenfilz. Die Länge des Stranges kann maximal ca. 1,5 cm betragen. Es kommt häufig zu einem Aufteilen in Teilstränge, wodurch auch der Thallus nachträglich aufgespalten und gegliedert wird.
Beispiele: einige Arten von Buellia, Caloplaca, Lecidea, Protoblastenia, Squamarina und Toninia (s. Abb. aus d. Lit. III/1 + III/11).

2. Dermatocarpon-Typ: entspricht meiner Definition "Rhizohyphenfilz". Beispiele: Lecidea decipiens, einige Arten von Dermatocarpon, Fulgensia, Squamarina und Toninia. (s. Abb. Lit. III/13).

3. Psora-Typ: "dünne Stränge, die meist in Hyphengewebe eingebettet sind". Beispiele: Buellia epigaea, einige Arten von Lecidea subgen. Psora, Squamarina- und Toninia-Arten.

b) Rhizinenstränge bei einigen Strauchflechten
entsprechen äußerlich etwa dem "Squamarina-Typ". Beispiele: einige Arten von Cladonia, Stereocaulon und Siphula.

RHIZOHYPHENFILZ: locker zusammentretendes Gefilz aus besonders langen und verzweigten Rhizohyphen, das tief ins Substrat hineinwächst, kommt bei einigen placodialen Erd- und Spaltenflechten vor (s. o.).

VENENSTRANG: einzelner, zentraler, aus zusammenlaufenden Venen gebildeter Hyphenstrang bei Peltigera venosa, der rhizinenstrangähnlich in Erde eindringt. Im Sinne eines vergleichbaren Ökoelements kann man den Venenstrang an die Rhizinenstränge anschließen.

LICHENORHIZEN (griech. leichen = Flechte; rhiza = Wurzel):
soll als Sammelbegriff für alle bisher aufgeführten primären Haftorgane gelten: Rhizinen, Rhizopten, Rhizohyphen, Rhizinenstränge, Venenstrang und Rhizohyphenfilz. Dieser übergeordnete Terminus ist zur Grobeinteilung in Bestimmungswerken gedacht, um sich zu verständigen, ob der Thallus Anhangsorgane dieser Kategorie besitzt oder nicht.

NABEL oder UMBILICUS (lat. umbilicus = Nabel)
Die Rhizinendefinition "kompakter Hyphenstrang auf der Thallusunterseite, der zur Anheftung dient" trifft auch auf den Nabel zu. Von "Nabel" soll dann die Rede sein, wenn es sich um einen einzelnen, meist kurzen und kräftigen, ± zentralen Haftstrang handelt, der den Thallus unlöslich mit einem festen Substrat (meist Gestein) verbindet.
Nabelflechten sind peltate, d.h. schildförmige (lat. pelta, griech. pelte = Schild) Blattflechten, die durch den ± stielartigen Nabel frei über der Unterlage gehalten werden. Der Nabel ist eine analoge Bildung bei diversen, ganz voneinander unabhängigen Flechtengruppen.
In einigen Fällen kann es zu mehr als einem Nabel kommen; doch ist bei den peltaten Formen die Homologie zum solitären Nabel leicht zu erkennen, und diese Abweichungen sollen in die Bedingungen für die Nabeldefinition mit eingeschlossen werden.

Der Begriff "Nabel" bzw. "Umbilicus" ist in der Lichenologie so populär und eindeutig, daß er auf alle Fälle beibehalten werden soll. Von "umbilicat" wird bisweilen auch bei der oberseitigen Ausdellung bzw. Buckelbildung, die dem Nabel komplementär ist, gesprochen. Da dieses Merkmal aber nicht durchgängig ist, möchte ich die Bezeichnung "umbilicat" nur auf das unterseitige Haftorgan beziehen. LLANO, 1950, nennt den oberseitigen Buckel "Umbo".

HAFTSCHEIBE: flache, scheibenförmige Anheftungsstelle bei diversen Strauchflechten. (Für Roccella-Arten hat DARBISHIRE, 1898, Haftscheiben mit und ohne Algen beschrieben).
Ist eine Flechte nur mit einer einzelnen Haftscheibe befestigt, kann auch von BASALSCHEIBE gesprochen werden.

HAFTER sind nach POELT: kurze, nicht fädig verlängerte Anheftungsorgane bei verschiedenen Strauch- und Laubflechten.

Es handelt sich um eine primitive Anheftungsweise bei berindeten Flechten, wo es zum Anheften durch Erhebungen, Falten oder Vorwölbungen kommt. Die Verklebungsstellen sind meist einigermaßen gut definierte Bezirke. Beispiele: Aspicilia, Candelina, Hypogymnia, Lecanora, gewisse Xanthoria-Arten u. a.

A n h e f t u n g s m e c h a n i s m e n bei Flechten, die k e i n e A n h a n g s o r g a n e im oben definierten Sinn darstellen:
Eine Verankerung des Thallus in der umgebenden Vegetation wird bei etlichen Strauchflechten auch mit sperrigen und verhakenden Zweigen (bei Alectoria u. a. Gattungen) oder mit nach unten allmählich absterbenden Strauchenden (z. B. Sphaerophorus und einigen Cladonia-Arten) erreicht. Bei der Darstellung von Flechten-Anheftungsmechanismen sei der Vollständigkeit halber noch die am weitesten verbreitete Anheftungsweise krustiger Wuchsformen mit der gesamten markigen Unterseite erwähnt.

Flechten-ANHANGSORGANE, die n i c h t als H a f t o r g a n e fungieren:

RHIZINOMORPHEN (s. Rhizine; griech. morphe = Gestalt):
rhizinenähnlich gebaute Anhänge der Thallusunterseite, die nicht der Anheftung dienen, bei einigen peltaten Flechten (Umbilicaria, Dermatocarpon, Omphalodium).
Diese Anhangsgebilde wurden bisher "Rhizinen" genannt, von LINDAU bei den Umbilicarien auch mit "Zotten" bezeichnet. So recht zufrieden war man hier mit dem Wort "Rhizinen" nie, da sie nicht wie andere Rhizinen der Befestigung dienen. Ich möchte deshalb diese neue Benennung "Rhizinomorphen" einführen.

TRABEKEL (lat. trabs = Balken; engl. trabeculae)
Diese Bezeichnung wird von LLANO für die Lamellen und Balken auf der Unterseite verschiedener Umbilicaria-Arten benutzt.

CILIEN (lat. cilium = Wimper):
kompakte, meist länglich-spitze Hyphenstränge, die sich vorwiegend am Rande, bisweilen aber auch auf der Oberseite des Thallus befinden.
(D i e "Haare" von Tricharia z. B. sind Cilien!)

Der Ausdruck "Fibrillen", oft mit "Cilien" synonym gebraucht, soll auf die fädig-dünnen, algenhaltigen Kurzzweige von Usnea u. a. Strauchflechten beschränkt werden, die zu einer beträchtlichen Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche beitragen. Fibrillen gehören definitionsgemäß nicht zu den Anhangsorganen.

HAARE: meist einhyphige, ein- bis mehrzellige Auswüchse von Rindenzellen, die an allen berindeten Stellen des Thallus vorkommen können.
(Wenn Haare als Haftorgane fungieren, s. "Rhizohyphen").

Nicht eigentliche Anhangsorgane, da zum regulären Thallusbau zu rechnen, sind folgende Bildungen, die in etwas besonderer Weise gebaut sind und hier Erwähnung finden sollen:

DURCHLÜFTUNGSWARZEN oder AEROCYRTEN (griech. aer = Luft; cyrtos = Buckel): Thallusausstülpungen mit aufgelockertem Zentrum, unterseits bei Omphalodium arizonicum, oberseits bei Parmelia exasperata.

PILEMA (griech. pilema = Filz): polstrige Markschicht als Abschluß der Unterseite, von besonders lockerer Textur. Beispiele: Peltigera-Arten, Heterodea muelleri u.a.

SPONGIOSTRATUM (lat. spongia = Schwamm; stratum = Lager, Polster): für das regelmäßig ausgebildete, zu einem merkwürdigen, lockeren Raumnetz anastomosierende Hyphenwerk auf der Unterseite von Anzia und Pannoparmelia.
Bisher wurde für das Spongiostratum meist der etwas unglückliche Ausdruck "Hypothallus" verwendet, der für verschiedenste Dinge benutzt wird. ASAHINA nannte dieses Polster bei Anzia "Schwammgewebe" und SATO sprach von "stratum spongiosum", was ich zu obiger Namensgebung verwandt habe.
Das Spongiostratum von Anzia und das von Pannoparmelia sind von etwas verschiedener Organisation und sind auch nicht homolog.

Nachfolgend möchte ich die wichtigsten Begriffe erläutern, die zur Beschreibung morphologischer und anatomischer Eigentümlichkeiten der Anhangsgebilde Verwendung finden.
Ich bevorzuge nach Möglichkeit griechische und lateinische Benennungen. Da man in der Lichenologie mit sehr viel fremdsprachiger Literatur arbeiten muß, ist wohl jeder dankbar, wenn Termini international verwendbar sind.

Die PLECTENCHYME und SCHICHTEN des Thallus (s. Fig. 1 + 2unten)

PLECTENCHYM (griech. plekein = flechten, schlingen; plectos = geflochten; enchyma = das Eingegossene):
Geflecht aus Pilzhyphen. Es kann äußerlich sehr verschiedene Formen zeigen und stellt im Gegensatz zu dem Parenchym der höheren Pflanzen kein echtes Gewebe dar.
Dieser Begriff wurde 1899 von LINDAU für Hyphengeflechte von Pilzen und Flechten eingeführt, wobei durch entsprechende Vorsilben der nähere Charakter bezeichnet werden sollte. Der Terminus "Plectenchym" hat sich inzwischen in der gesamten Flechtenliteratur gut durchgesetzt.

Die Flechtenplectenchyme können sehr verschiedene Strukturen bilden, die z. T. von systematischer Spezifität sind und deshalb auch entsprechend verschieden benannt werden sollten.
Nach Möglichkeit möchte man eine Vielzahl von Begriffen vermeiden; doch darf das nicht dazu führen, grundsätzlich verschiedene Dinge mit dem gleichen Namen zu belegen. So führte die simple Zweiteilung in Para- und Prosoplectenchym dazu, das man sich mit dem Terminus "Prosoplectenchym" nicht mehr verständigen kann, da er sowohl für sehr langfasrige Hyphen als auch für Plectenchyme mit undeutlich ovalen bis runden Lumina ver-

wendet wird. Ja, in der amerikanischen Literatur wird "Prosoplectenchym" - entgegen der ursprünglichen Bedeutung des Wortes - nun ausschließlich für die verhältnismäßig kurzzelligen, verleimten Rindenplectenchyme verwendet.

Ich habe gefunden, daß die von E. FREY (1936) zusammengestellte "anatomische Terminologie", mit den LINDAUschen Begriffen und Ergänzungen dazu, gerade die notwendige Menge von Unterteilungen darstellt, um sich über die wichtigsten Plectenchymtypen zu verständigen.
Ich zitiere die FREYschen Begriffsdefinitionen wörtlich, bringe sie jedoch in einer etwas anderen Reihenfolge als im Original:

1. "Paraplektenchym (=Pseudoparenchym) = zellig verwachsenes Geflecht, mit isodiametrischen Zellhohlräumen (Lumina)."
2. "Prosoplektenchym = zellig verwobenes, verwachsenes Geflecht, mit länglichen Zellhohlräumen (Lumina), ähnlich dem Prosenchym."
3. "Skleroplektenchym = dickwandiges, verleimtes Geflecht, meist in Rinden."
4. "Palisadenplektenchym = parallel aufsteigendes, rechtwinklig zur Oberfläche geordnetes Hyphengeflecht der Rinde."
5. "Strangplektenchym = parallelfaserig verflochtene Hyphen in Zweigen der Usneen, Stereocaulonarten usw."
6. "Markplectenchym = lockeres Hyphengeflecht, mit großen Interstitien."

Leider hat sich diese sehr brauchbare Terminologie bisher noch nicht allgemein durchgesetzt.

Ich werde in dieser Arbeit die Begriffe 1. bis 4. im FREYschen Sinne verwenden. Die beiden letzten Ausdrücke (5. + 6.) habe ich sinngemäß ins Griechische übertragen, was mir notwendig erscheint, um auch diese Termini international verwendbar zu machen. Einige Erläuterungen und Abbildungen (Fig. 1) zu den betreffenden Begriffen mögen zu eindeutigem Verständnis beitragen.
Die auch von FREY vorgeschlagene Kombination dieser Termini mit den Bezeichnungen für die Hyphenwanddicke "pachy-, meso- und leptoderm" gestattet eine recht gute Beschreibung der Flechtenanatomie.

1. PARAPLECTENCHYM (= Pseudoparenchym): "Geflecht aus kurzzelligen, dichtgedrängten, meist leptodermen Hyphen, das im Schnitt den Eindruck eines Gewebes von ± i s o d i a m e t r i s c h e n Z e l l e n macht" (POELT, 1969).
Dieser Begriff geht auf einen Vorschlag von LINDAU (1899) zurück, der hiermit den Ausdruck "Pseudoparenchym" ersetzen wollte. ("Pseudoparenchym" wurde 1866 von DE BARY in seiner "Morphologie der Pilze" eingeführt und wird z. T. heute noch verwendet).
Das Wort "Para - plectenchym", analog zu "Parenchym" gebildet, deutet die Ähnlichkeit mit den Parenchymen der höheren Pflanzen an. Neben dem äußeren Habitus sollte diese Benennung aber noch die Entstehungsart (aus Hyphen) betonen.

2. PROSOPLECTENCHYM: Auch dieser Terminus geht auf die schon erwähnte Arbeit von LINDAU (1899) zurück. LINDAU wählt diesen Begriff für Plectenchyme mit mehr l ä n g l i c h e n Z e l l ö f f n u n g e n und einer dichten Verklebung der einzelnen Hyphen, die eine gewisse Ähnlich-

keit mit den Prosenchymen der höheren Pflanzen zeigen (letztere bestehen definitionsmäßig aus faserähnlich gestreckten Zellen). Als Beispiele bringt LINDAU Mark- und Rindenplectenchyme einiger Umbilicarien, von denen die betreffende Arbeit handelt.

Das Prosoplectenchym könnte man, gegeben durch die fädig-gestreckte Grundform von Hyphen, bei den Flechten als eine Art Grundgeflecht betrachten, von dem sich die verschiedenen Plectenchymtypen ableiten lassen. Das Seiroplectenchym (s. u.) kann man als Spezialfall eines Prosoplectenchyms ansehen, bei dem die Hyphen ± parallel in einer bevorzugten Richtung verlaufen.

3. SKLEROPLECTENCHYM (griech. skleros = hart): ist nach FREY ein "dickwandiges, verleimtes Geflecht, meist in Rinden". Da Frey keine Abbildungen zu seiner Definition lieferte, bin ich nicht ganz sicher, wie eng oder wie weit er diesen Begriff fassen wollte. Ich halte es für sinnvoll, FREYs "Skleroplectenchym" so zu interpretieren, daß man darunter die ± kurzzelligen, chondroiden Rindenplectenchyme versteht, für die bisher kein einheitlicher Begriff in Gebrauch war. (Man möge bei diesem Terminus vielleicht an einige Sklerenchyme höherer Pflanzen aus mehr kurzen Sklereiden - z. B. in der Epidermis von Kiefernnadeln - erinnert sein).
Diese Rinden-Skleroplectenchyme können aus Para-, Proso- oder Chalaroplectenchym entstehen, was jedoch ohne weiteres nicht mehr erkennbar ist. Typische Beispiele für Skleroplectenchyme stellen die Rinden von Parmelia, Cetrelia und Platismatia dar.

Das besonders englumige, braun pigmentierte Skleroplectenchym der unteren Rinde von Platismatia nennt E. DAHL (1952, S. 129) "platysmoid". Es entspricht dem in der Abbildung von Cetrelia cetrariodes (Fig. 60) wiedergegebenen unteren Rindengeflecht und ist auch für verschiedene Parmelia-Arten charakteristisch (z. B. Parmelia laevigata). Den Ausdruck "platysmoid" werde ich als brauchbare Ergänzung zu "Skleroplectenchym" verwenden.

4. PALISADENPLECTENCHYM (lat. palus, pali = Pfahl): "Parallel aufsteigendes, rechtwinklig zur Oberfläche geordnetes Hyphengeflecht der Rinde" (FREY), ähnlich dem Palisadenparenchym höherer Pflanzen.
"Palisadenplectenchym" wird in der angelsächsischen Literatur noch immer umschrieben mit "hyphae which are perpendicular to the surface". Der obige Begriff läßt sich dagegen weit "besser handhaben"

5. SEIROPLECTENCHYM (≙ Strangplectenchym) (griech. seira = Strang, Schnur, Kette, Seil): Geflecht aus ziemlich parallelen, dichtgelagerten Hyphen, die aus ± langgestreckten Zellen bestehen und in vielen Fällen miteinander verleimt sind.
Ein solches Plectenchym dient vor allem der mechanischen Festigung und findet sich in vielen strauchigen Lagern, aber auch in dem peltaten Thallus von Omphalodium arizonicum und in vielen Rhizinen und anderen Anhangsorganen.
Diesen Terminus "Seiroplectenchym" möchte ich an Stelle des früheren

Begriffs "Strangplectenchym" vorschlagen. Das Wort Strang wird als Epitheton schon in verschiedener Weise verwendet - z. B. in "Rhizinenstrang" oder "Hyphenstrang", bisweilen wird auch auf Nabel "Haftstrang" gesagt. Zudem ist die einheitlich griechische Zusammensetzung auch sprachlich günstiger. Wohl aber soll der Ausdruck "Strang" für sich oder in Form von "Zentralstrang" weiter bestehen, wenn es sich um ein langes, durchgehendes Hyphenbündel handelt wie z. B. bei den Usneen. Dieser Strang besteht dann aus Seiroplectenchym nach obiger Definition.

6. CHALAROPLECTENCHYM (= Markplectenchym i. S. von FREY, =lockeres Plectenchym nach LINDAU) (griech. chalaros = locker):
möchte ich als Sammelbegriff für alle l o c k e r e n P l e c t e n c h y m e mit großen Luftzwischenräumen vorschlagen. Das können sowohl regellos ineinander verschlungene Geflechte als auch durch viele Anastomosen dreidimensional vernetzte, schwammartige Plectenchyme sein.

Die Markschicht der Flechten besteht sehr häufig, jedoch nicht immer, aus Chalaroplectenchym. So kann sie auch aus Prosoplectenchym oder gar aus Paraplectenchym (z. B. bei Leptogium tenuissimum, Abbildung bei ZAHLBRUCKNER, 1926, S. 171) bestehen. Aus diesem Grunde halte ich die Bezeichnung "Chalaroplectenchym" für eindeutiger als "Markplectenchym", und sie entspricht auch der von FREY gegebenen Interpretation des Begriffs.

f i b r ö s (lat. fibra = Faser): Dieses Adjektiv wird verwendet, wenn man die fädige Struktur eines Plectenchyms betonen möchte (z. B. bei der Rinde von Anaptychia-Arten). Besonders gern wird dieses Wort "fibrous" in angelsächsischer Literatur gebraucht. "Fibrös" sind Proso-, Seiro- und viele Chalaroplectenchyme.

c h o n d r o i d (griech. chondros = Knorpel, Korn): Dieses Wort wird adjektivisch für alle Plectenchyme verwandt, deren Zellwände pachyderm und stark verquollen und verleimt sind, so daß die Zellgrenzen verschwimmen und die Wände zu einer homogenen Masse verschmolzen zu sein scheinen. Der Begriff "chondroid" läßt sich auf die verschiedenen Plectenchymtypen anwenden, während der Terminus "Skleroplectenchym" (s. o.) hier enger definiert wird und mit dem Wort "chondroid" nicht mehr synonym ist.

Die Termini für die D i c k e der H y p h e n w ä n d e sollen hier nicht wie ursprünglich (FREY, 1936) auf "-dermat" endigen, sondern wie bei POELT (1969) einfach auf "-derm", also:

l e p t o d e r m (griech. leptos = dünn; derma = Haut): Hyphenwände deutlich dünner als die Lumina.
p a c h y d e r m (griech. pachys = dick): = dickwandig.
m e s o d e r m (griech. meson = Mitte, meso = mitten): Hyphenwände etwa gleich dick wie die Lumina.

THALLUS-SCHICHTEN (s. Fig. 2 unten):

MARK = MEDULLA (lat. medulla = Mark, Herz):
Beim heteromeren Flechtenthallus wird das Plectenchym zwischen Algenzone und unterer Rinde bzw. Substrat (falls keine abgesetzte untere Rinde vorhanden ist) mit Mark bezeichnet. Teilweise wird auch die Algenschicht

mit einbezogen, wenn diese in die Markschicht gleitend übergeht.
Beim homöomeren Thallus kann man das gesamte Pilzgeflecht zwischen oberer und unterer Rinde als Mark ansehen (auch hier kann in einigen Fällen die Rinde fehlen).
Das Mark besteht in vielen Fällen aus Chalaroplectenchym (s.o.).

RINDE = CORTEX (lat. cortex = Rinde): äußere Thallusschicht aus ± plasmahaltigen Pilzzellen, die sich in Hyphenbeschaffenheit und Färbung - deutlich vom übrigen Thallusplectenchym abgrenzen läßt.

Bei vielen Flechten besteht die Rinde aus Para- oder Prosoplectenchym; jedoch kommen auch andere Rindenplectenchyme vor. Die Bildungszone der oberen Rinde (Oberrinde) liegt meist direkt über der Algenschicht. Die untere Rinde (Unterrinde), meist wesentlich dichter und von anderer Struktur als das Mark, gibt dem Thallus nach unten hin einen festen Abschluß.
In den meisten Fällen ist Vorhandensein oder Fehlen der unteren Rinde leicht festzustellen. Es gibt allerdings auch Grenzfälle, in denen man das nicht ohne weiteres erkennen kann. Z.B. sind bei bestimmten Umbilicaria-Arten Mark und Rinde nicht deutlich voneinander differenziert. Histologisch könnte man das betreffende feste Plectenchym als Rinde ansehen, topographisch ist unter den Algen noch eine Markschicht anzunehmen, und man könnte im Vergleich mit anderen Umbilicarien nur die unteren Zellschichten zur Rinde rechnen.
Es gibt keine eindeutigen Kriterien für die Definition des Flechtencortex, zumal es sich ja um Analogiebildungen handelt.

PSEUDOCORTEX (d.h. Scheinrinde): dieser Begriff soll hier in der Beschreibung verstanden werden, die DEGELIUS (1954) für Collema gegeben hat: Unregelmäßig entwickelte Hyphenschicht, selten um den ganzen Thallus ausgebildet, auf der Unterseite gewöhnlich nur in Verbindung mit Rhizohyphen, aus einer variierenden Zahl von Zellschichten zusammengesetzt und nicht klar gegen die inneren Thallushyphen abgegrenzt.
Nach meiner Beobachtung wird der Pseudocortex bei Collema crispum von ± blasig aufgetriebenen Hyphenenden gebildet (vgl. dazu auch Leptochidium Fig. 140).

CORTICOID: Die bei vielen Krustenflechten vorhandene Deckschicht aus absterbenden und verquollenen Hyphen und toten Algen, die auch als "Scheinrinde" bezeichnet wurde (vgl. POELT 1958, S. 418/419: Definition von Scheinrinden), sollte man zum Unterschied vielleicht "Corticoid" nennen.

MANTELSCHICHT: Bei einigen Krustenflechten ist schon eine algenfreie untere Plectenchymschicht differenziert, während die obere Thalluspartie gleichförmig mit Algen erfüllt ist - höchstens, daß wenige Hyphen über die obersten Algen hinweglaufen; eine eigentliche algenfreie Rinde fehlt also. REINKE (1895, S. 99) nennt ein solches, die Oberfläche des Thallus einnehmendes algenführendes Plectenchym "Mantelgewebe" oder "Mantelschicht".

Die wichtigsten Begriffe zur äußeren Morphologie der Anhangsorgane (s. Fig. 2):

apikal (lat. apex = Scheitel, Spitze): d.h. an der Spitze. Damit ist bei den Flechtenanhangsorganen die vom Thallus fortweisende Spitze gemeint, bei den unterseitigen Anhangsgebilden also der substratzugewandte Pol (s. auch "terminal").

Basis, basal (lat. basis = Sockel, Grundlage): Die Basis der Anhangsorgane ist die Stelle, an der sie der Thallusoberfläche entspringen.

Brückenbildung: Wenn Anhangsorgane sich am eigenen Thallus anheften - Rhizinen etwa an der Oberseite darunterliegender Loben - so will ich das als "Brückenbildung" bezeichnen. Diese Thallusverbindungen durch Brücken treten bei einigen Flechten ziemlich regelmäßig und häufig auf und tragen sicher zu einer Verfestigung der Thalli bei. (Rhizinenbrücken sind z. B. häufig bei Anzia colpodes, Cetrelia u.a., Hapteren-Brücken finden sich regelmäßig bei einigen Cladonia-Arten).

Der Doppelthallus von Leptogium diaphanum wurde 1967 von A. HENSSEN erläutert: als Loben-Einfaltungen, die sekundär durch "Haftpunkte" aus "Rhizinenbüscheln" verbunden sind. Auch hier haben wir es mit dem Phänomen der Brückenbildung zu tun. (Die "Rhizinenbüschel" wären nach meiner Definition jetzt als "Rhizohyphen" zu bezeichnen).

bulbat (griech bolbos = Zwiebel): Dieser Ausdruck wird von HALE für an der Basis etwas knollig aufgeblähte Cilien benutzt, die für bestimmte Parmelia-Arten typisch sind, und zwar für die Subsect. Bicornutae (Subgen. Parmelia, Sect. Imbricaria), z. B. Parmelia abstrusa (s. HALE, 1967, S. 21)

dendromorph (griech. dendros = Baum; morphe = Gestalt): Für bäumchenförmig verzweigte Rhizinen, die auf vielfache, ± regelmäßige Dichotomie zurückgehen, aber mit dem Terminus "dichotom" allein nicht treffend beschrieben werden können, will ich diesen Ausdruck einführen. Beispiele: Parmelia laevigata und Parmelia taylorensis, Sect. Hypotrachyna.

dichotom (griech. dichotomos = in zwei Teile gespalten, gabelig): für zwei-ästig verzweigte Anhangsorgane (z. B. Rhizinen verschiedenster Verwandtschaftsgruppen, Umbilicaria-Rhizinomorphen, seltener Cilien). Es kann auch zu einer mehrfach dichotomen Verzweigung kommen.

Im klassischen Sinne des Begriffs wachsen bei der dichotomen Verzweigung zwei, aus gleichwertigen Scheitelzellen hervorgehende Zweige gleichmäßig weiter, was zu einer sehr regelmäßigen Gabelteilung führt. Diese Dichotomie kann sich in gewissen Abständen wiederholen (klassisches Beispiel ist die Phaeophycee Dictyota dichotoma). - Die Dichotomie der Flechtenrhizinen fällt meist nicht ganz so regelmäßig aus.

Zur Unterscheidung kann man noch die in der Telomtheorie gebrauchten Bezeichnungen verwenden: "Isotomie", wenn beide Gabeltriebe gleich stark wachsen - und "Anisotomie", wenn ein Trieb regelmäßig seinen Schwestertrieb übergipfelt und so der Anschein einer monopodialen Hauptachse entsteht (STRASBURGER, 1962, S. 65).

e i n f a c h e Rhizinen (bzw. Anhangsorgane) sind unverzweigte, gestreckte Rhizinen, die meist drehrund im Durchmesser, jedoch manchmal auch ± abgeflacht sind und terminal spitz oder stumpf, pinselförmig oder mit einer verbreiterten Fußplatte enden können.

F u ß , F u ß p l a t t e : Der Ausdruck "Fußplatte" wurde 1917 von E. BACHMANN geprägt für den terminal flächig ausgebreiteten Rhizinenteil der kieselbewohnenden Parmelia subaurifera, durch den die Flechte sich fest mit dem Gestein verbindet.
Bei der Verbindung mit dem Substrat bilden Rhizinen sehr häufig ± ausgeprägte Fußplatten. - Bei einigen Lichenes ist diese untere, verbreiterte Anheftungszone nicht so deutlich horizontal gebaut, sondern besteht aus mehreren Stelzen oder unebenen Umwachsungen des Substrats. In diesen Fällen soll dann nur von "Fuß" die Rede sein.

g r a n u l ö s (lat. granum = Korn): bei krümliger, körniger Beschaffenheit der Oberfläche, z. B. an der Unterseite und den Rhizinomorphen einiger Umbilicaria-Arten.

M u s t e r : Von "Musterbildung" soll die Rede sein, wenn Rhizinen oder andere Anhangsorgane in einer ± dichten, sehr regelmäßigen Anordnung vorhanden sind. Rhizinenmuster sind typisch für viele Arten der Gattung Parmelia, bei denen Rhizinen oft in großer Anzahl produziert werden, aber nur ein Teil der Anheftung dient. Z. T. kommt es dabei zu einem Muster aus alternierend längeren und kurzen, papillenförmigen Rhizinen.

Der Begriff "Musterbildung" geht auf E. BÜNNING, 1949 + 1953, zurück. Rhizinenmuster entsprechen BÜNNINGs "Sperreffektmustern": Durch die Entwicklung von bestimmten Organen wird die Ausbildung gleicher Organe in einem gewissen Abstand unterdrückt. Erst wenn die Hemmzonen sich nicht mehr berühren, etwa bei zunehmendem Flächenwachstum auseinanderrücken, können neue Organe "eingeschoben" werden. Dabei kommt es zu einer ziemlich regelmäßigen Verteilung der einzelnen Organe.

P a p i l l e n (lat. papilla = Brustwarze): d. h. kleine, bucklige Erhebungen. Papillenförmig sind z. B. rudimentäre oder frühe Entwicklungsstadien verschiedener Anhangsorgane. Für einige Parmelia-Arten (unter anderen Section Amphigymnia) sind Papillen-Rhizinen in der Nähe des Thallusrandes typisch.

P f e i f e n p u t z e r r h i z i n e n : Diesen Begriff will ich für die rechtwinklig auffasernden Rhizinen der Gattung Physconia vorschlagen.
Diese besondere Rhizinenform wird von HALE, 1967, auch "squarrose" (=sperrig oder kraus) genannt, was von ihm auch auf einige Parmelia-Rhizinen angewendet wird und nicht eindeutig ist.

p l e t h o m o r p h (griech. plethos = Klumpen): neu eingeführter Begriff für klumpige Anhangsorgane, denen eine gesetzmäßige Form fehlt, und die in der Literatur bisher mit "warzig-klümprig", "krustig-klümprig" usw. umschrieben wurden.

p o l y m o r p h (griech. polys = viel): d. h. vielgestaltig. Dieser Begriff wird z. B. verwendet, wenn eine Art Rhizinen verschiedenster Form und Ausprägung aufweist.

r u d i m e n t ä r (lat. rudiment = erster Anfang; rudis = roh): stummel- oder papillenförmig ausgebildete Anhangsorgane, die in ihrer Weiterentwicklung gehemmt sind.
Üblicherweise versteht man unter "rudimentären Organen" solche, die im Laufe der Phylogenie rückgebildet und funktionslos geworden sind, was ich auch für einige Papillen-Rhizinen annehmen möchte. Auf diese Weise kommt es zu einer Reduktion der ursprünglich in überschüssiger Zahl hervorgebrachten Organe.

t e r m i n a l (lat. terminus = Grenze, Spitze, Schluß, Ende): wird im gleichen Sinne wie apikal verwandt, vorwiegend bei Haftorganen, wo z. B. im Zusammenhang mit "Fuß" "terminal" sprachlich besser ist.

Definition der Begriffe HOMOLOGIE, ANALOGIE und KONVERGENZ:

HOMOLOGIE: Übereinstimmung von Organen innerhalb eines Bauplanes, die den Schluß auf eine gemeinsame Herkunft [1] zuläßt, unabhängig von der äußeren Ähnlichkeit und einem Funktionswechsel.
h o m o l o g = ursprungsgleich
Methodisch erschlossen wird die Homologie von Organen nach bestimmten Kriterien (vgl. REMANE, 1956, + ECKARDT, 1964).
Die 3 Haupt-Homologie-Kriterien sind:

1. gleiche Lage in vergleichbaren Gefügesystemen
2. spezielle Qualität der Strukturen
3. Verknüpfung durch (ontogenetische oder systematische) Zwischenformen.

Die Wahrscheinlichkeit für die Homologie einfacher Gebilde wächst oder sinkt mit der Häufigkeit, mit der sie bei verwandten oder nicht verwandten Arten auftreten (s. Hilfskriterien).

ANALOGIE: strukturelle und funktionelle Ähnlichkeit von Organen, die nicht auf eine gemeinsame Abstammung, sondern auf eine unabhängige Entwicklung zurückgeht.
a n a l o g = äußerlich und funktionell ähnlich
Das Phänomen der Analogien wurde meistens als "Anpassungsähnlichkeit", also in enger Beziehung zu Funktion und Lebensweise gedeutet; doch wurden z. T. auch "entwicklungsgesetzliche" Formbildungen erwogen, d. h. eine parallele Höherentwicklung nach sog. "Vervollkommnungsgesetzen" (vgl. REMANE, 1956, S. 87 + 197).

Von KONVERGENZEN soll gesprochen werden: "wenn die Ähnlichkeit ganze Organsysteme oder Organismen erfaßt, ohne daß sie sich auf Grund der entscheidenden Merkmale als verwandt erweisen" (Def. nach ECKARDT, 1964).
k o n v e r g e n t = gestaltlich übereinstimmend
ECKARDT unterscheidet noch "homologe Konvergenzen", wenn sie sich innerhalb eines Stammes unabhängig an einander entsprechenden Organen ausgebildet haben - und "analoge Konvergenzen", wenn die Ähnlichkeiten sich bei ganz verschiedenen Pflanzenstämmen finden.

---

[1] Das Für und Wider der "phylogenetischen" Homologiedefinition ist bei REMANE, 1956, S. 61/62 bestens diskutiert worden.

C. Flechten mit Anhangsorganen in ± systematischer Gruppierung

(System nach POELT, 1972, s. Auszug S. 92 und Tab. 2 + 3)

I. PARMELIACEAE

Meine ersten Rhizinen-Untersuchungen begann ich an Arten der Gattung Parmelia, die schon lange als typisch für den Besitz von Rhizinen gelten. So soll denn die systematische Abhandlung meines Themas auch mit der Familie Parmeliaceae beginnen, zumal hier schon fast das ganze Reperoire von Anhangsorganen vorkommt.
Bei der Familie Parmeliaceae in der von POELT gegebenen Abgrenzung (Asahinea, Cetraria, Cetrelia, Omphalodium, Pannoparmelia, Parmelia, Parmeliopsis, Platismatia) zeigen - bis auf Asahinea - alle Gattungen Anhangsorgane verschiedenster Art; bei den meisten dieser Gattungen kommen Rhizinen vor.

Eine Ausnahme bildet nur die kleine Gattung A s a h i n e a, die als rhizinenfrei beschrieben wird, und von der auch keinerlei sonstige Anhangsorgane erwähnt werden. Die drei beschriebenen laubförmigen Asahinea-Arten, früher zu Cetraria gerechnet, wurden 1965 von W.& Ch. CULBERSON als eigene Gattung abgegliedert.
Ich fand an einer Probe von A s a h i n e a c h r y s a n t h a (H. P. 1470) ein Thallusstück mit einigen rhizinenartigen Auswüchsen, die undeutlich dichotom gestaltet und bis 1,8 mm lang waren. Diese Rhizinen entsprangen einer offenbar einstmals beschädigten Stelle und sind wohl als eine Art Wundreaktion oder teratologische Bildung zu deuten. - Generell zeigte die Unterseite dieser Flechte eine glänzend-glatte, dunkle Unterrinde und z. T. runzlige bis wulstige Erhebungen. - Interessant an dieser Beobachtung ist, daß wenn auch nur als Bildungsabweichung unter Ausnahmebedingungen, sich die Fähigkeit zur Rhizinenbildung noch kundtut. Man könnte daraus die phylogenetische Herkunft der rhizinenfreien Asahinea von rhizinentragenden Formen annehmen.

Die Parmeliaceen-Gattungen zeigen hauptsächlich blattförmigen, in verschiedenen Fällen auch strauchigen Wuchs und sind beiderseits berindet.

1) PARMELIA

Die Gattung Parmelia gehört mit ihren ca. 550 Arten zu den artenreichsten Flechtengattungen überhaupt. Parmelien stellen "die" typischen Laubflechten dar: vorwiegend dem Substrat flach anliegende, dorsiventrale Blattformen mit ± stark ausgeprägter Lobenbildung.
Da Hypogymnia, Menegazzia und Omphalodium nicht mehr als Untergattungen von Parmelia geführt werden, sondern zu eigenen Gattungen, die ersten beiden sogar zu einer neuen Familie gestellt wurden, kann man sagen, daß - bis auf zwei Ausnahmen - alle Parmelia-Arten mit Rhizinen am Substrat haften. (Die Ausnahmen sind P. minuscula und P. pubescens, auf die ich später noch eingehen will).

Die Rhizinen der Gattung Parmelia zeigen einen großen Formenreichtum, der von papillenförmig über fädig, dichotom bis zu dendromorph reicht, von "dichtgesätem" Rhizinenbestand bis zu spärlichen Einzelrhizinen. - Eine

Verwendung zur systematischen Diagnose bot sich an. Ein Zusammenhang zwischen Rhizinenform und natürlicher Artengruppierung kommt in den neueren Parmelia-Arbeiten von HALE bes. gut zum Ausdruck.

a) Literatur:

LINDAU 1895 hat schon viele Punkte zur Problematik von Flechtenanhangsorganen berührt. Er geht unter anderem auch auf die Rhizinen einiger rindenbewohnender Parmelia-Arten ein. - Nach LINDAU gilt für Substratkontakt von Rindenflechten generell - auch für den terminalen Teil von Rhizinen, - daß wenn Peridermschichten durchdrungen werden, dies nur interzellular geschieht.

ROSENDAHL 1907 behandelt in seiner Arbeit "... über die braunen Parmelien" 14 Arten aus der sog. "Olivacea-Gruppe" - Parmelien, die in ihrer oberseitigen Rinde braune Farbstoffe [1] erzeugen.
Die Anatomie der Rhizinen dieser Gruppe wird am Beispiel Parmelia aspidota (syn. P. exasperata (Ach.) DNot.) geschildert:
Es sind einfache Rhizinen, deren Enden oft quastenförmig in Einzelhyphen aufgelöst sind oder von einem "Gallertbett" umgeben sind, mit dem sie an der Unterlage verkleben.
Die Rhizinen leiten sich von Rindenzellen des Thallus ab. Die auf Rhizinen-Längsschnitten zu beobachtende Differenzierung in "Mark und Rinde" kommt dadurch zustande, daß die allgemein parallel der Rhizinen-Längsrichtung verlaufenden zentralen Hyphen in orthogonal trajektorischer Richtung [2] Seitenzweige gegen die Oberfläche senden, die sich kurzzellig werdend, zu einer Rinde zusammenschließen. - Die Schilderung der Entwicklung (S. 449) zitiere ich wörtlich:
"Die ersten Anfänge der Rhizoiden entstehen an jungen Thalluslappen infolge von Berührungsreizen der Art, dass mehrere bis viele Zellen der Unterrinde zu kurzen Hyphen auswachsen (Taf. 1, Fig. 7). Es geschieht dies meist an etwas vorgewölbten Stellen der Rinde, die enger als die übrigen der Unterlage anliegen. Durch Verlängerung, Verzweigung und Verflechtung der genannten Hyphen entsteht alsbald ein kegelförmiger Komplex, der mit der Zeit die oben beschriebene Differenzierung in Rinde und Mark erhält. Obschon sich letzteres bei älteren Rhizoiden scheinbar unmittelbar in das Mark des Thallus fortsetzt, so ist dieses dennoch bei der Bildung der Rhizoiden unbeteiligt." - S. 412: "Auf Grund obiger Beobachtungen dürfen wir annehmen, dass die Rhizoiden bei P. aspidota Produkte der unteren Rinde sind."
Erwähnt seien aus dieser Arbeit auch die für P. papulosa (Anzi) geschilderten rhizinenartigen Bildungen an Isidien, die jedoch wesentlich kürzer als die üblichen Rhizinen sind.

---

[1] Die braune Färbung der äußeren Rindenpartien rührt (nach einer angegeben Reaktion von E. BACHMANN) von "Parmeliabraun" oder von "Glomelliferabraun" her, deren Chemismus, meines Wissens, bis heute noch nicht geklärt ist.

[2] Diese Benennung geht auf SCHWENDENER 1860 zurück.

Interessant sind noch die bisher nur für den Fall von P. aspidota beschriebenen "Durchlüftungswarzen" auf der Oberseite: warzenförmige, im unteren Teil algenführende Thallusausstülpungen mit lockerem Mark und äußerer Berindung. In der Jugend ist die Spitze dieser Papillen völlig geschlossen, im Alter aber - durch Lockerung der Rindenhyphen - offen, so daß eine freie Kommunikation zwischen der Luft im Innern und der Atmosphäre besteht. - Die Auffassung, dies seien Durchlüftungsapparate, und nicht, wie früher angenommen, Spermogonien, stammt von ZUKAL und wurde von ROSENDAHL voll bestätigt.
Für zwei Arten, P. glabra (Schaer.) Nyl. und P. verruculifera Nyl. (heute gültiger Name: P. subargentifera Nyl.) gibt ROSENDAHL H a a r e auf der Oberrinde und dem Apotheciengehäuse an [1]. Die farblosen Haare werden als Auswüchse der äußersten oberen Rindenschicht beschrieben. Sie sind schmal kegelförmig, gewöhnlich 2-3zellig, haben eine Basalzelle mit dick-keuliger Lumenform und relativ stark verdickte Wandungen. Die Länge schwankt zwischen 28 und 45 μ, die Dicke beträt ca. 4 μ. An jungen Thallusteilen können die Haare sehr dicht stehen, an älteren Partien des Thallus dagegen fehlen.
Die Untersuchungen und vor allem Illustrationen von ROSENDAHL sind später in lichenologische Lehrbücher (z. B. DES ABBAYES, NIENBURG, OZENDA) eingegangen und inzwischen schon "klassisch" (s. Abb. aus der Lit. I, Taf. 1 + 2).

E. BACHMANN gab eine Reihe von Untersuchungen über die Beziehungen von Kieselflechten zu ihrem Substrat heraus.
1917: Die sternförmigen "Fußplatten" von Rhizinen der Parmelia subaurifera (Rhizinenlänge ca. 0,1 mm, $\emptyset$: 0,03 mm, Fuß $\emptyset$: 0,2 mm) bilden durch starke Zellwandquellung eine "Schleimfläche" auf der Unterlage und haften durch einfache Adhäsion sehr fest. Chemisch wird der Flint nicht angegriffen (keine Ätzspuren).

PORTER 1919 behandelt speziell das Thema Anheftungsorgane einiger Parmeliae, bringt zur vorgehenden Literatur allerdings keine neuen Ergebnisse. - Die von ihm sehr gründlich dargestellte Parmelia physodes wird heute in der (rhizinenfreien) Gattung Hypogymnia geführt, und die hier erwähnten rhizinenartig verlängerten Anheftungsorgane dürften bei dieser Flechte eine Ausnahme sein.

NIENBURG 1926 gab in dem Handbuch "Anatomie der Flechten" eine erste zusammenfassende Übersicht über Flechtenanhangsgebilde. In dem Kapitel "Die Anhänge der Rinde" schildert er die bis dahin aus der Literatur bekannten Flechtenanhangsgebilde: Haare, Rhizinen, Cilien, Hapteren und den "schwammigen Hypothallus" von Anzia und Pannoparmelia. Unter dem Kapitel-Titel "Das Mark als Festigungsgewebe" werden u. a. Haftscheiben und andere Haftorgane von Strauchflechten behandelt. - Durch diesen Überblick und zahlreiche Bildwiedergaben wurde ich auf etliche, für mich brauchbare

---

[1] (Diese stellen die beiden einzigen mir bei Parmelia bekannten Fälle von Haarbildungen dar und sind artspezifisch.

Literatur erst aufmerksam gemacht - ja, einiges ist mir anders gar nicht zugänglich geworden. So habe ich NIENBURGs Flechtenanatomie als Leitfaden für meine Arbeit immer wieder geschätzt.

Das "ZAHLBRUCKNER-System" (1926) war die bisher wichtigste Quelle zur schnellen Orientierung in flechtensystematischer Hinsicht. Da ziemlich alle bekannten Gattungen aufgeführt und auch morphologisch kurz beschrieben sind, hatte ich mir danach zu Beginn meiner Arbeit eine Art "Topographie" entworfen: welche Anhangsgebilde in welchen Flechtengruppen zu erwarten seien.
Inzwischen liegt für die z. Zt. optimal-natürliche Anordnung der Lichenes die neue systematische Bearbeitung von POELT vor, die ich, wie oben erwähnt, für diese Arbeit verwende.

HILLMANN 1936 unterteilt die "Euparmelien", die etwa der heutigen Gattung Parmelia [1] (entsprechen, folgendermaßen (dabei spielen Thallusfarbe und Rhizinenverteilung eine wichtige Rolle):
- Sect. Melaenoparmelia ("Braune Parmelien"): zerstreute Rhizinen bis zum Rand.
- Sect. Xanthoparmelia (oberseits gelblich, bis zum Rand mit Rhizinen, Substrat meist Silikatgestein).
- Sect. Hypotrachyna (bis zum Rand mit Rhizinen).
- Sect. Amphigymnia (Unterseite mit Rhizinen, aber eine ± breite Randzone nackt, nur der Rand selbst bei einigen Arten mit dunklen Cilien).
- Sect. Teretiusculae (Lager strauchig, Thallusabschnitte drehrund oder sehr undeutlich abgeflacht, nur ausnahmsweise mit ganz vereinzelten, kurzen Rhizinen).

Diese letzte Section wurde für die beiden morphologisch abweichenden Parmelia-Arten P. minuscula und P. pubescens eingeführt, die früher bei Sect. Melaenoparmelia standen. - Ihre Einordnung in die Gattung Alectoria wird diskutiert. HILLMANN meint, daß sie nach ihrem Fruchtbau mehr Beziehung zu Parmelia aufweisen, sie jedoch den Anschluß der Parmeliaceen an die Usneaceen deutlich machen.

DES ABBAYES 1951 bringt in einem Abschnitt über Anhangsgebilde eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten dazu bekannten Ergebnisse.

HALE & KUROKAWA 1964: Das "Subgenus Parmelia" umfaßt vorwiegend die große Parmeliengruppe, die ehemals als Section "Hypotrachyna Vain." geführt wurde; es wird nach morphologischen und chemischen Gesichtspunkten in 5 Sectionen unterteilt. Zur Klassifikation der Sectionen wird als wichtiges Charakteristikum der Habitus der Rhizinen herangezogen. - Es ist bemerkenswert, daß Gruppen mit morphologisch typischen Besonderheiten auch chemisch zusammengehören.
Ich habe versucht, die von mir untersuchten Parmelia-Arten, wo möglich, diesem modernen System von HALE & KUROK. zuzuordnen, um die Korrelation zwischen Rhizinenform und natürlicher Verwandtschaft heraustreten zu lassen. Die Unterteilung dieser Gruppe wird deshalb etwas ausführlicher wiedergegeben:

---

[1] (Nach POELT 1969 ist auch die z. Zt. übliche Fassung von Parmelia keine endgültige und enthält Glieder parallel laufender Entwicklungsreihen.

Untergattung Parmelia (250 Arten), Typus Art: Parm. saxatilis (L.) Ach. / Die Loben sind meist schmal. Die Unterseite ist oft schwarz oder braun und einheitlich bis zum Rande rhizinös; jedoch kann bei Arten mit mehr runden Loben auch eine schmale nackte oder papillöse Randzone vorkommen. Cilien sind auf eine Section (Imbricaria) beschränkt.

1. Sect. Parmelia: Rhizinen einfach oder "squarros" [1] (verzweigt. (Obere Rinde mit Pseudocyphellen).
Subsection Parmelia (30 Arten): Rhizinen squarros oder einfach.
Subsect. Simplices Hale & Kurokaw. (25 Arten): Rhizinen immer einfach und ziemlich lang.

2. Sect. Irregulares (Vain.) Vain. (10 Arten): Rhizinen einfach oder in der Reife squarros verzweigt. (Loben mehr rund; Oberrinde mit reticulaten Maculae oder Rissen).
Diese kleine Section ist in der Lobation Amphigymnia sehr ähnlich, aber die Unterseite ist gewöhnlich bis zum Rande hin rhizinös oder papillös.

3. Sect. Imbricaria (Schreb.) Fr.: Thallusränder mit Cilien. Rhizinen einfach oder verzweigt. Die beiden Subsectionen sind ihrer Chemie nach eng verwandt.
Subsect. Imbricaria (30 Arten): einfache Randcilien (nicht bulbat), einfache Rhizinen. / z. B. P. quercina (Willd.) Vain., P. carporrhizans Tayl. (mit Rhizinen an der Apothecienbasis), P. horrescens Tayl. (Isidien ciliat wie der Lagerrand).
Subsect. Bicornutae (Lynge) Hale & Kurokaw. (46 vorwiegend tropische Arten): Bulbate Randcilien sind verhältnismäßig regelmäßig um die Lobenränder verteilt. Rhizinen einfach oder verzweigt. / z. B. P. laevigatula Nyl. P. limbata Laur. (mit Rhizinen an der Apothecienbasis).

4. Sect. Cyclocheila (Vain.) Räs. (45 Arten): Einfache Rhizinen. Loben schmal bis gerundet; oft auf Gestein.
Einige dieser Arten haben unterseits eine enge nackte oder papillate Randzone und könnten mit Arten der Untergattung Amphigymnia verwechselt werden. / z. B. P. caperata (L.) Ach., P. Soredians Nyl.

5. Sect. Hypotrachyna Vain. (83 Arten): Die Rhizinen sind $\overset{+}{-}$ reich dichotom verzweigt. Die Unterseite ist schwarz.
Diese Section ist die größte - und doch erstaunlicherweise die homogenste Artengruppe der Untergattung Parmelia.

HALE erwähnt die Koordinierung der Untergattung Parmelia mit der Untergattung Amphigymnia (Vain.) Dodge und der Untergattung Xanthoparmelia (Vain.) Hale. Letztere basiert auf der Sect. Xanthoparmelia Vain mit Parmelia conspersa (Ach.) Ach. als Typus Art. Die Xanthoparmelien sind in ihrem Bau vielen Arten der Untergattung Parmelia ähnlich; sie differieren aber durch die Merkmalskombination: hauptsächlich gesteinsbewohnend, einfache Rhizinen, immer Usninsäure.
Die braunen Parmelien (Sect. Melaenoparmelia Zahlbr.) weichen vom Subgenus Parmelia völlig ab; ihre genaue Stellung in der Gattung konnte allerdings noch nicht entschieden werden.

---

[1] (Die von HALE als "squarrose" bezeichneten Rhizinen ähneln in seiner Illustration einer monopodialen Verzweigung.

HALE 1965 schildert die Untergattung Amphigymnia (Vain.) Dodge als eine bemerkenswert homogene Gruppe von 106 Arten. Diese Untergattung stimmt in ihrer Artenzusammensetzung mit der früheren Sect. Amphigymnia Zahlbr. nur in einem beschränkten Teil überein. Eine ganze Reihe der in dieser Section geführten Arten wurde jetzt zu anderen Untergattungen von Parmelia gestellt.
Die Untergattung Amphigymnia ist morphologisch charakterisiert durch breite, mehr gerundete Loben, durch unverzweigte, oft spärliche Rhizinen und eine deutliche, breite nackte Randzone auf der Unterseite. - Cilien kommen bei 77 von den 106 Arten vor. - Die längsten Cilien einiger Arten werden bis zu 6 mm lang und sind sehr auffällig (z. B. bei P. cooperi, P. rampoddensis, P. wainii). Bei manchen anderen Amphigymnien wieder werden die Cilien nicht länger als einen Millimeter und sind verhältnismäßig spärlich. Die Cilien werden von HALE als ein ziemlich wichtiges taxonomisches Indiz gewertet, da sie eine recht große Korrelation mit anderen morphologischen und chemischen Charakteristika zeigen und da es - bis auf eine Ausnahme - keine ciliaten und nichtciliaten Artenpaare gibt. - Erwähnt sei noch, daß bei der höchstentwickelten Gruppe der Amphigymnien - in der Serie Ornaticolae (23 Arten) - etwa die Hälfte der Arten Cilien am Excipulum der Apothecien aufweist.

REZNIK, PEVELING & VAHL 1968 bringen el. opt. und Stereoscan-Untersuchungen von Rhizinen der Parmelia caperata und Lobaria pulmonaria, sowie von Randcilien der Parmelia trichotera (Syn. P. perlata; gehört zu Amphigymnia). Die Stereoscan-Aufnahmen besitzen eine enorme Tiefenschärfe und umfassen einen Vergrößerungsbereich (100 - 4000 x), bei dem keine normalen Lupenaufnahmen möglich sind.
Zwischen den Hyphen der Rhizinen und Cilien von Parmelien wurde als eine Art "Kittsubstanz" ein - stark kontrastiertes Material festgestellt, das nach elektronenoptischer Färbung denselben Kontrast wie die Hyphenwände aufweist und aus 10 - 30 nm breiten Fibrillen besteht. Eine Cilie von ca. 30 μ ϕ zeigt im Querschnitt ca. 200 Hyphen, die zum Zentrum hin dichter liegen als in der Randzone. - Die Rhizinen zeigen eine Dicke von 15-30 μ, die einzelnen Hyphen einen ϕ von 1, 5-2, 5 μ und eine Wanddicke zwischen 150 - 400 nm. - Im Vergleich dazu sind die Rhizinen von Lobaria pulmonaria doppelt so dick wie die der untersuchten Parmelia-Arten und die Wände der Rhizinenhyphen sogar 4mal so dick; allerdings findet sich hier keine "Kittsubstanz".

LETROUIT-GALINOU 1969 schildert die Rhizinenentwicklung von Parm. conspersa (Subgenus Xanthoparmelia) und bestätigt darin ROSENDAHLs Beobachtungen (vgl. Zitat S. 18).

b) Eigene Untersuchungen:

Die von mir untersuchten Parmelia-Arten werden in folgender systematischer Gruppierung dargestellt: Subgenus Parmelia, Subgenus Xanthoparmelia, Subgenus Amphigymnia, Section Melaenoparmelia, Section Teretiuscula.

Subgenus Parmelia (vgl. HALE & KUROKAWA 1964)
Section Parmelia / Subsection Parmelia

Die hierher gehörige Parmelia omphalodes (H. P. 1904) - s. Fig. 4 - zeigt schwarze, vorwiegend unverzweigte, lange, dünne Rhizinen, die drehrund sind und, sofern sie nicht am Substrat haften, spitz auslaufen. Bei einigen wenigen Rhizinen tritt eine einfache Gabelteilung (Dichotomie) auf, wobei ein Zweig den andern übergipfeln kann.
Hauptsächlich an den Randloben sieht man ein regelmäßiges Muster aus gleichmäßig kräftigen Rhizinen, die einen ganz bestimmten Abstand zueinander aufweisen. - Die Rhizinen scheinen hier auch ohne Kontaktreizung voll zur Entwicklung zu gelangen; nur die Fußbildung erfolgt erst nach Berührung mit dem Untergrund. - Zum Zentrum hin sind die Rhizinen fest mit dem Substrat verklebt.

Eine monopodiale Verzweigungsform, in der Art des von HALE (1964, 1967) gegebenen Rhizinenschemas, konnte ich bei den von mir untersuchten Parmelia-Proben nicht finden, auch nicht bei Parmelia saxatilis, die "squarrose" Rhizinen besitzen soll.

In der Probe Parmelia saxatilis (H. P. 982) waren die Rhizinen sehr unregelmäßig und uneben geformt, standen dicht und waren häufig miteinander verklebt. In der Probe (H. P. 3959) waren die Rhizinen langgestreckt und regelmäßiger gebaut; in beiden Proben handelte es sich dem Typ nach um einfache Rhizinen mit einer gewissen Tendenz zur Polymorphie.

"Auf der Suche nach squarrosen Rhizinen" sah ich noch einige Proben von P. saxatilis aus dem Herbar H. Hertel (Nr. 6729, 8362, 9014) an, fand aber auch hier vorwiegend unverzweigte Rhizinen von der Art der P. omphalodes und vereinzelt dichotome Rhizinenformen. Allerdings ist die Gabelteilung oft ziemlich undeutlich und kann manchmal durch Verkümmerung des einen und Übergipfelung des anderen Zweiges eine seitliche Verzweigung vortäuschen (s. "Anisotomie" unter "Dichotomie").
LINDAU 1895 und PORTER 1919 bringen Abbildungen von Parmelia saxatilis-Rhizinen mit ein bis zwei schwachen, ± rechtwinklig abstehenden Seitenzweigen.
Die Bezeichnung "squarros" ist, wie schon im Begriffsteil dieser Arbeit erwähnt, nicht günstig, da sie keinen Aufschluß über das Aussehen der Rhizinen gibt. Mit den von HALE 1967 ebenfalls als "squarrose" bezeichneten Physconia-Rhizinen ("Pfeifenputzer") haben die "squarrosen" Parmelia--Rhizinen auch nicht annähernd Ähnlichkeit. Es handelt sich um ganz verschiedene Dinge. Bei Parmelia ist es eine ± unregelmäßige Verzweigung, die auf Dichotomie zurückzuführen ist. Bei Physconia dagegen sind es von einer durchgehenden Mutterachse rechtwinklig abfasernde dünne Hyphenbündel.
Von den typisch dichotom verzweigten Rhizinen, die für die Section Hypotrachyna charakteristisch sind, lassen sich die der Section Parmelia im allgemeinen sehr gut unterscheiden: Bei Hypotrachyna überwiegen neben wenigen unverzweigten Anfangsstadien die deutlich dichotom verzweigten Rhizinen, die auch meistens eine mehrfache Gabelteilung bis hin zu dendromorpher Ausprägung aufweisen. Die Thalli der Sect. Parmelia dagegen haben in der Überzahl einfache, unverzweigte Rhizinen, und die wenigen dichotomen sind meist nur einmal gegabelt; wenn sie mehrfach verzweigt

sind, bleibt oft ein Trieb in der Entwicklung zurück.
Man könnte die Rhizinen der Subsection Parmelia (ebenso wie andere als "squarros" bezeichnete Parmelia-Rhizinen folgendermaßen beschreiben: vorwiegend einfache Rhizinen, z. T. auch dichotom bis unregelmäßig anisotom verzweigte Rhizinen.

Von der Section Parmelia hat HALE kein vollständiges Artenverzeichnis gebracht. Ich denke aber nicht falsch zu gehen, wenn ich die Pseudocyphellen besitzende Parmelia contorta hier einordne [1].
Bei einer Probe von Parmelia contorta (H. P. 5948) ist die braune Unterseite dicht mit dunkelbraunen, einfachen, spitzen Rhizinen besetzt und sieht wie ein "Igel" aus. Einzelne Rhizinenbüschel sind etwas länger ausgewachsen und haben Kontakt mit dem Substrat. Ich erwähne diese Probe, weil sie - wie Parmelia omphalodes - ein Beispiel für die Bildung von regelmäßigen Rhizinenmustern ist, die bei der Sect. Parmelia im Zusammenhang mit einer reichlichen Rhizinenproduktion vorkommen.

Section Parmelia / Subsection Simplices

Die einfachen Rhizinen von Parmelia appalachensis (H. P. 8053) sind zum Zentrum des Thallus hin besonders kräftig entwickelt. Die jungen Entwicklungsstadien von Rhizinen dagegen bilden am Rande der Thalluslappen einen - papillenförmigen Besatz.
Einen Vertikalschnitt durch den Thallus mit einer Rhizine im Längsschnitt gibt Fig. 6 wieder. Man sieht an den Lumina deutlich, wie die kurzzelligen Rindenhyphen in die gestreckten, substratwärts gerichteten Rhizinenhyphen übergehen. (Im oberen Teil der Markschicht ist eine bei dieser Flechte auffällige körnige Ablagerung von Flechtensäuren zu sehen). Fig. 5 zeigt eine Rhizine in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium, die sich mit einem Fuß an einem andern Flechtenthallus anheftet und dabei auch teilweise dessen obere Rindenschicht durchdringt. Im Fußteil nehmen die Hyphen, weit ausgeprägter als im oberen Teil der Rhizine, einen orthogonal-trajektorischen Verlauf, verbunden mit einer starken Verästelung der Hyphen (vgl. NIENBURG 1926, S. 56/57). Eine Differenzierung der Rhizinen in "Mark" und "Rinde" ist hier nicht festzustellen. - In einem hier nicht wiedergegebenen Schnitt von P. appalachensis fand ich auch eine verzweigte Rhizine vor.

Bei einer Probe von Parmelia bolliana (H. P. 4531) sind die größten Teile der Flechte fest mit dem borkigen Substrat verbunden, und nur einige angerissene Stellen und Randpartien lassen die helle Unterseite mit weißlichen, unverzweigten Rhizinen erkennen. - Die Rhizinen sind in Verteilung und Wuchs recht unregelmäßig. Über das Substrat hinwegragende Randloben sind mit kleinsten Papillen besetzt, die noch einen schmalen nackten Randsaum frei lassen.

Die Herbarkapsel H. P. 3069 aus Chile enthält einige Thalli von Parmelia rudecta mit besonders merkwürdigen Rhizinen. Die schmutzig-fahle Unterseite ist dicht mit hellen, fädigen Rhizinen übersät, die sich durch eine anhaftende klümprige Erdschicht hindurchschlängeln. Die Rhizinen

---

[1] P. contorta steht, wie mir POELT mitteilte, P. saxatilis und P. sulcata nahe; die letzten beiden gehören zur Subsect. Parmelia.

bilden, besonders zum Zentrum des Thallus hin, ein Gewirr aus miteinander und mit dem Substrat verklebten dünnen Fäden. - Neben vorwiegend unverzweigten treten auch verzweigte Rhizinen verschiedenster Ausprägung auf, die z. T. ganz "abenteuerliche" Formen aufweisen (s. Fig. 8 - 16): von undeutlich dichotomen Anfangsstadien über regelrechte Geweihformen bis zu langen - buschartigen Verzweigungen. Es wachsen bisweilen auch mehrere Rhizinen zu einem gemeinsamen Gebilde zusammen. Auch eine Verschmelzung von Rhizinen mit einem darunterliegenden Thalluslappen (Brückenbildung) konnte ich beobachten (Fig. 8 + 10).
Wahrscheinlich wird die Verzweigung der Rhizinen durch das lockere, nur wenig Widerstand bietende Substrat angeregt und tritt hier an Stelle der Fußbildung.
An einem kleinen Thallusstück machte ich einem Benetzungsversuch, wobei die auf die Unterseite gebrachten Wassertropfen durch die Rhizinen ziemlich schnell verteilt wurden und es zu einer raschen horizontalen Ausbreitung des Wasserfilms kam.

Diese Untersection hat ihren Namen "Simplices" nach den stets einfachen Rhizinen erhalten. - Bei den wenigen von mir untersuchten Arten aus dieser Gruppe fand ich, neben überwiegend unverzweigten Rhizinen, doch einige Ausnahmen und kann das "always simple" nicht bestätigen. Inwiefern diese Abweichungen die Regel sind, könnte allerdings erst eine gründlichere Rhizinen-Analyse verschiedener Arten der Simplices ergeben. Und zwar sollte man dabei auch die Rhizinen im Zentrum der Thalli beachten, die bei festgehefteten Proben meist schwer zugänglich sind und deshalb übersehen werden.

Section Irregulares

Parmelia reticulata (H. P. 3731) hat lange, dünne, schwarze Rhizinen mit drehrundem Umfang, die, wenn sie nicht am Substrat befestigt sind, spitz auslaufen. Bereits am Thallusrand können die Rhizinen bis zu 1, 2 mm lang werden. Zwischen gut entwickelten finden sich auch einige nur rudimentäre Rhizinen. Man kann annehmen, daß von kräftigen Rhizinen eine gewisse Hemmwirkung auf die Anlage bzw. Entfaltung weiterer solcher Organe in nächster Nähe ausgeht, die einen Mindestabstand gewährleistet. Die Rhizinen stehen bei dieser Flechte z. T. verhältnismäßig dicht (s. Muster).

Section Cyclocheila

Parmelia caperata (H. P. 4554) hat auf der schwarzen Unterseite weißliche, spärliche, kleine Rhizinen. Probe (H. P. 3725) ist fast rhizinenfrei. Die wenigen verstreuten Rhizinen sind dunkel, einfach und von vertrocknetem Aussehen.
HALE & KUROKAWA halten diese, ehemals zu den Amphigymnien gestellte Flechte für zu der Untergattung Parmelia gehörig. P. caperata zeigt, ebenso wie viele Amphigymnien, eine deutliche Reduktion der Rhizinen und dazu eine schmale kahle Randzone.
In diesem Zusammenhang möchte ich noch auf eine interessante Stereoscan-Aufnahme von P. caperata hinweisen (s. REZNIK, PEVELING 1968). Hierauf kann man eine kräftige Rhizine mit breitem Fuß sehen, umgeben von vielen winzigen Papillen. - Auch hier möchte man, wie schon oben erwähnt, an einen Hemm-Mechanismus denken, der von der vollentwickelten Rhizine ausgeht.

Section Hypotrachyna

Parmelia laevigata (H. P. 3932) besitzt auf ihrer dunkelbraunen Unterseite schwarze, meist mehrfach dichotom verästelte Rhizinen, die für die Section Hypotrachyna typisch sind.
In Fig. 17 ist ein Randstück von der Thallusunterseite wiedergegeben. Man sieht die Entwicklung von - papillösen Rhizinenanfängen über kurze, einfach-dichotome Stadien bis zu stark verästelten Formen, die zur Thallusmitte hin zu buschigen bzw. dendromorphen, vielfach verzweigten Gebilden auswachsen können (s. Fig. 18): Diese einzeln wiedergegebene Rhizine von etwa 1, 5 mm Länge stellt ein gut entwickeltes Exemplar mittlerer Größe dar und zeigt eine bäumchenartige Gestalt mit "Stamm" und "Krone" (dendromorph). Die Rhizinen können auch noch weit komplizierter verästelt sein und 2 mm Länge und mehr erreichen. Man könnte sich vorstellen, daß das dichte Polster aus miteinander verhakten Rhizinen wie ein Schwamm wirke, indem es in den Lufträumen Wasser zu halten vermag.
Wie ich an Rhizinen-Längsschnitten feststellen konnte, gibt es bei P. laevigata eine Differenzierung der Rhizinen in einen mittleren "Markteil" aus helleren, gestreckten Hyphen und eine dunkle kurzzellige "Berindung" (=platysmoid).

Die Rhizinen von Parmelia revoluta (H. P. 1916) zeigen eine geringere und verhältnismäß unregelmäßige Verzweigung, die sich jedoch auch auf das Prinzip der Dichotomie zurückführen läßt, was an jungen Entwicklungsstadien besonders deutlich wird. Man findet z. T. Rhizinenverschmelzungen und angedeutete Fußbildung.

Auch Parmelia sinuosa, die ehedem ihrer gelblichen Thallusfarbe wegen in der Section Xanthoparmelia geführt wurde, stellt HALE zur Section Hypotrachyna: Die schwarze Unterseite dieser Flechte ist bis zum Rand mit schwarzen, - stark dichotom verzweigten Rhizinen besetzt. Das Substrat ist vorwiegend Rinde.
Eine Probe von P. sinuosa (H. P. 442) zeigt Rhizinen in der Skala von einigen länglich-spitzen bis zu vielen mehrfach dichotom verzweigten Formen.

Parmelia taylorensis (H. P. 3931) hat dichtstehende, mehrfach dichotom verzweigte bis dendromorphe Rhizinen, ganz ähnlich denen von P. laevigata. Fig. 19 zeigt eine stark verästelte, dendromorphe Rhizine. Fig. 20 läßt an einem Randstück verschiedene Entwicklungsphasen der Rhizinen erkennen. Man sieht, daß die ersten Rhizinenansätze spitz und noch unverzweigt sind. Auch bei P. taylorensis kommt es zu einem dicht verfilzten Rhizinen-Polster auf der Unterseite.
Diese verblüffende Ähnlichkeit im Rhizinenbau von P. laevigata und P. taylorensis entspricht hier einer engen phylogenetischen Verwandtschaft; denn derartige Rhizinen sind auf die Section Hypotrachyna beschränkt.

Subgenus Xanthoparmelia

Die zu dieser kleinen Untergattung gehörende Parmelia incurva (H. P. 1079) hat einen rosettigen, gelb-grünen Thallus mit länglich schmalen Loben in der Peripherie. Die Probe befindet sich - was für diese Gestein bevorzugende Untergattung eher eine Ausnahme ist - auf trockenfaulem Holz.
In Fig. 21 sieht man einen schmalen, randlichen Thalluslappen, der wie

"auf Stelzen" sich mit schwarzen Rhizinen vom Substrat abhebt. Die Rhizinen sind bis zu den vordersten Lobenspitzen hin entwickelt und alle mit dem Untergrund verbunden. Z. T. haben sich kleine Fußplatten ausgebildet, z. T. kleben die Rhizinen auch ganz fußlos stumpf am Holz.
Fig. 22 zeigt die gleiche Flechtenart auf Stein (H. P. 4053). Parmelia incurva besitzt hier einen etwas anderen, mehr kurzgelappten, eng anliegenden Thallushabitus. Die Rhizinen sind viel sparsamer verteilt als bei der ersten Probe und oft nur sehr kurz oder als rudimentäre Wärzchen ausgebildet.

Subgenus Amphigymnia (vgl. HALE 1965)

Parmelia arnoldii (H. P. 1108) ist ein typisches Beispiel für die Untergattung Amphigymnia. Fig. 26 zeigt ein Stück der Flechte von der Oberseite. Die Thallusfarbe ist grau bis weißlich. An den breiten, leicht gerundeten Loben sieht man eine ganz schmale dunkelbraune Randpaspelung, die als Fortsetzung der dunklen Unterrinde erscheint. - Die marginalen, schwarzen Cilien sind verhältnismäßig unregelmäßig in Länge und Verteilung; z. T. können sie beträchtlich lang werden (ca. 2, 5 mm) und sind meist etwas wellig und gekrümmt in der Form und teilweise auf die Thallusoberseite zurückgeschlagen.
Die Unterseite von P. arnoldii ist - bis auf eine ziemlich breite, braune, glatte Randzone - schwarz und zum größten Teil fein gerifft und gerunzelt und fast rhizinenlos. Stellenweise stehen die Rhizinen jedoch auch recht dicht und zeigen ein Muster aus vielen kleinen Papillen und einigen längeren, einfachen, spitz auslaufenden Gebilden (s. Fig. 27). Die Rhizinen sind vorwiegend auf die Stellen der Anheftung zum Zentrum hin konzentriert und dann von dem fest haftenden Substrat verdeckt.

Bei Parmelia crinita (H. P. 8326) fallen zahlreiche, merkwürdige ciliate Isidien an der Thallusoberseite auf (s. Fig. 3). Die verhältnismäßig langen Cilien an den Spitzen der Isidien bestehen aus vielen, gestreckten, dunkelbraun pigmentierten Hyphen, die unvermittelt aus der hellen Rinde der Isidien entspringen. Erste kegelförmige Cilienanfänge sind allerdings noch aus ganz kurzzelligen dunklen Hyphen aufgebaut.
Auf keinen Fall handelt es sich bei diesen kompakten Isidial-Cilien um "Haare", wie sie manchmal in der Literatur bezeichnet wurden.

P. crinita zeigt außer diesen isidialen Anhangsorganen auch ganz entsprechend gebaute Cilien am Thallusrand (in Fig. 3 links im Bild an der dunklen "Randpaspelung").
Man kann, wenn man so will, die Isidien als "junge Thalli" ansehen und die Isidial-Cilien dann - entsprechend den marginalen Cilien - als Randgebilde deuten.
Ob diese Cilien eine spezielle Funktion übernehmen, ist schwer zu sagen. Eventuell könnten zwischen den Cilien hängenbleibende Wassertropfen zu einer guten Durchfeuchtung der Isidien beitragen.

Parmelia dilatata (H. P. 7514) aus Venezuela: Ein lappiger, großer Thallus von fast 20 cm Durchmesser sitzt locker an Borke. Auf der schwarzen Unterseite stehen die schwarzen, einfachen, dünnen Rhizinen in kleineren Gruppen, die ganz fleckenhaft verteilt sind und die wenigen Anheftungsstellen des Thallus darstellen.

Section Melaenoparmelia (Braune Parmelien) (s. HILLMANN 1936 und ROSENDAHL 1907)

Die zu Parmelia olivacea s. ampl. gehörende Parmelia septentrionalis (H. P. 1910) ist mit unverzweigten, dunklen Rhizinen fest an Weidenästen angeheftet. Einige etwas hochstehende Randlappen lassen die Rhizinen sichtbar werden (s. Fig. 23-25). An dem vom Substrat gelösten Thallusstück (Fig. 24) sieht man die gedrungenen Rhizinen, die bei Berührung mit dem Substrat einen deutlichen Fuß ausbilden. Der terminale Teil der sonst braunen Rhizinen ist weißlich bis schneeweiß. Die jungen, das Substrat noch nicht erreichenden Rhizinen enden stumpf oder mit einer leichten Verdickung. Fig. 25 gibt dieselben Rhizinen von Fig. 24 im Ausschnitt noch einmal vergrößert wieder. Man kann hier die Fußbildung in verschiedenen Entwicklungsstadien und links zwei miteinander verwachsene Rhizinen erkennen.
Für Parmelia olivacea Nyl. beschreibt auch HILLMANN 1936, S. 120, dunkle Rhizinen mit nicht selten verdickten, weißlichen Spitzen.

Parmelia subargentifera (H. P. 8487) ist eine der zwei behaarten Parmelia-Arten.
Auf der Unterseite findet man ein Muster aus unverzweigten, längeren und kürzeren bis rudimentären Rhizinen. Zum Rande hin sind die Rhizinen deutlich kürzer oder papillenförmig oder lassen teilweise sogar einen schmalen nackten Saum frei. Die dunklen, schlanken Rhizinen laufen spitz aus und ähneln in der Form unverzweigten Rhizinen von Arten der Untergattung Parmelia (vgl. P. omphalodes).

Auch bei Parmelia glabra, der zweiten behaarten Parmelia-Art fand ich dichtstehende, dunkle Rhizinen.

Sonst fielen mir bei einer ganzen Reihe von Arten aus dieser Sammelgruppe Melaenoparmelia eher spärliche und kurze Rhizinen auf, die ± auf die Stellen der Anheftung reduziert waren. Nachfolgend einige kurze Beispiele:

Parmelia fuliginosa (H. P. 4645): hat eine gerunzelte Unterseite und kurze Rhizinen, haftet an Gestein.
Parmelia glomellifera (H. P. 4427), an Stein: an einigen Randlappen gleichmäßig dicht mit kurzen Rhizinen besetzt. - Der unregelmäßig schrumplige Thallusbau bietet den Rhizinen substratnahe Haftstellen an der Unterseite.
Parmelia laciniatula (H. P. 557): haftet mit wenigen Rhizinen an Rinde.
Parmelia laetevirens (H. P. 4043): Unterseite ädrig-uneben mit vereinzelten Rhizinen.
Parmelia olivacea (H. P. 1903): Rhizinen vereinzelt, fast nur an den Anheftungsstellen.
Parmelia panniformis (H. P. 4435): haftet mit vereinzelten schwarzen Rhizinen an Fels.
Parmelia prolixa (H. P. 1905): Rhizinen kurz und rudimentär, nur vereinzelt an den Haftstellen.
Parmelia stygia v. septentrionalis (H. P. 5183), an Fels: kleinlappig-schuppiger Thallus-Habitus und wenige kurze, schwarze Rhizinen.
Parmelia subaurifera (H. P. 4624): haftet mit unförmigen, kurzen Rhizinen.

Die von HILLMANN wegen ihrer dunkel-olivfarbenen Oberseite bei den Melaenoparmelien geführte Parmelia acetabulum steht wohl nicht ganz glücklich in dieser Gruppe. POELT 1969 bringt diese Art im Anschluß an Amphigymnia-Arten, erwähnt aber, daß Parmelia acetabulum und Parmelia koflerae nur formell mit der Section Amphigymnia übereinstimmten und mit den anderen Arten dieser Gruppe nicht verwandt seien. HALE stellt P. acetabulum nicht zum Subgenus Amphigymnia.
Die Randlappen dieser verhältnismäßig groß werdenden Flechte sind eher breit und abgerundet; daher erinnert der ganze Habitus an Amphigymnia.

Parmelia acetabulum (H. P. 4586): Nur einzelne wenige Teile der Thallusunterseite haben einen reicheren Rhizinenbesatz mit ausgesprochener Musterbildung (wie auf Foto 1). Am Thallusrand ist ein breiter Papillensaum aus kleinsten Rhizinenanfängen zu sehen. Sonst sind die Rhizinen bei dieser Flechte eher spärlich vertreten. Einige haben einen weit ausladenden Fuß gebildet. Die jungen Rhizinen sind meist schlank und spitz. Die Unterseite und Rhizinen sind dunkelbraun, einige Rhizinenanfänge auch weißlich in der Farbe.
Benetzungsversuch: Die Rhizinen (bes. die größeren, kräftigen) werden in feuchtem Zustand ganz gallertig und durchscheinend-glasig und strecken sich senkrecht zur Unterseite. - Man kann sich gut vorstellen, daß vom Niederschlag durchnäßte Rhizinen dem Untergrund näher kommen und auch leicht am Substrat verkleben und verschleimen können. Beim Strecken der feuchten, turgeszenten Rhizinen und hinterherigem Austrocknen könnte eine wiederholte Berührung und Lösung vom Substrat die Fußbildung induzieren, bis die Rhizinen - kräftiger geworden- sich gar nicht mehr von ihrer Anheftungsstelle lösen.
Auf Längsschnitten von Rhizinen (Foto 2) sieht man, daß die sonst dicht verflochtenen Hyphen sich bei der Fußbildung stark auflockern ("pinselartig"). An Borke haftende Rhizinen schmiegen sich mit dem Fuß allen Unebenheiten des Untergrundes eng an und dringen mit Hyphenbündeln in kleinste Risse und Lücken vor. Eine Differenzierung in "Mark" und "Rinde", wie es ROSENDAHL für die braunen Parmelien beschrieben hat, zeigen die Rhizinen von P. acetabulum nicht.
Fig. 7 gibt eine ganz junge Rhizine von P. acetabulum wieder und steht hier als Beispiel für beginnende Rhizinenentwicklung bei Parmelia-Arten schlechthin: Eine Gruppe von Rindenelementen bildet langzellige Hyphen aus, die sich dicht zu einem kleinen, spitzen Kegel vereinen. Die Entwicklung geht von mehreren Initialzellen aus, die - weitere Nachbarhyphen induzierend - zu einem schon im frühesten Stadium kompakten Gebilde heranwachsen, bei dem die Hyphenwände fest miteinander "verbacken" sind. Dieser konische Rhizinenanfang entspricht völlig den Beschreibungen, die ROSENDAHL 1907 und LETROUIT-GALINOU 1969 vom ersten Entwicklungsstadium der Parmelia-Rhizinen gegeben haben. - Erwähnt mag noch sein, daß ich die von ROSENDAHL bemerkte leichte Rindenvorwölbung bei der Rhizinenbildung ebenfalls häufig beobachten konnte - z. B. auch hier bei der P. acetabulum.

Die mit P. acetabulum koordinierte Parmelia koflerae (H. P. 360) zeigt nur vereinzelte Rhizinen und ist felsbewohnend.

Section Teretiusculae (vgl. HILLMANN 1936): Lager strauchig.

Parmelia pubescens (H. P. 1906 + 5201): Der aus einem Gezweig stielrunder, brauner Fäden bestehende Thallus liegt dem steinigen Untergrund locker an. An verschiedenen Stellen sind die Lageräste mit interkalaren, saugnapfartigen Auswüchsen (Haftscheiben) am Fels befestigt. Der in Fig. 28 wiedergegebene Schnitt[1] (H. P. 5201) zeigt einen etwas abgeflachten Lagerast im Querschnitt und eine daraus entspringende Haftscheibe (longitudimal getroffen). Der Thallus hat zentral ein sehr lockeres Chalaroplectenchym mit hauptsächlich im oberen Teil gelegenen Algenhaufen. Es folgt dann nach außen eine feste Hülle aus stark verquollenem, chondroidem Prosoplectenchym (eingezeichnet sind die Lumina; die miteinander verschmolzenen Hyphenwände lassen sich nicht mehr differenzieren). Ganz außen wird der Thallus noch von einer deutlich skleroplectenchymatischen Rinde umgeben; und zwar wirkt diese wie ein chondroides Paraplectenchym. - Eine solche, aus kurzzelligen Hyphen bestehende Rinde bildet die Gattung Alectoria - zu der die Teretiusculae bisweilen gestellt werden - nie. Parmelia-Arten dagegen haben stets eine skleroplectenchymatische Rinde (vgl. Parm. appalachensis, Fig. 6).
Die Haftscheibe, die dem Thallusast mit einem engeren Stielteil entspringt, ähnelt auf den ersten Blick einer kurzen Rhizine mit Fuß. Jedoch bei genauerem Hinsehen werden die Unterschiede zu Parmelia-Rhizinen deutlich: Der Durchmesser des Stiels und der Haftscheibe ist 3- bis 4mal so groß wie der einer normalen Parmelia-Rhizine. - Das Seiroplectenchym des Stiels entspringt direkt dem Prosoplectenchym des Thallus, und zwar sind die obere und die untere Thallusschicht daran beteiligt. Die dünne Skleroplectenchym-Rinde umkleidet auch den Stiel und die Haftscheibe. Die eigentliche, dem Substrat aufsitzende Haftscheibe besteht aus kurzzelligem, sehr dickwandigem Skleroplectenchym, das aus dem Seiroplectenchym des Stiels hervorgeht.

Parmelia minuscula (H. P. 6803), auf Fels: Diese kleinästig-strauchige, stark dichotom verzweigte Flechte sieht aus wie ein Gewirr von dicken, verzweigten Rhizinen. Sie hat im gesamten Habitus Ähnlichkeit mit der weniger verzweigten Parmelia pubescens.
Wie bei den Proben von P. pubescens fehlen auch bei P. minuscula Rhizinen völlig. Die Befestigung der Thalluszweige am Fels erfolgt mittels zahlreicher Haftscheiben. - Fig. 29 gibt in einem kleinen Ausschnitt eine auf Gestein festsitzenden Haftscheibe mit abzweigenden Thallusästen wieder. Man sieht, daß diese kompakte, klumpige Haftscheibe den Durchmesser des ihr entspringenden Thallusastes bei weitem übertrifft. Rechts im Bild sieht man ein klumpiges Thallusgebilde, dessen Zugehörigkeit zur betrachteten Flechte nicht eindeutig ist. Daß die Entwicklung von solchen Basalscheiben ausgehen mag, wäre denkbar, müßte jedoch durch genauere Beobachtungen erst geklärt werden. Sicherlich wird mindestens ein Teil der Haftscheiben sekundär interkalar gebildet. Im feuchten Zustand läßt sich eine Haftscheibe ganz leicht und vollständig vom Stein lösen (z. B. mit einem Skalpell).

---

[1] Bei REINKE 1895, S. 190 sind zwei Thallusquerschnitte von Parmelia lanata = P. pubescens abgebildet. REINKE weist auf eine gewisse Dorsiventralität durch die Algenverteilung, außerdem auf deutliche Hohlräume und Stränge verdichteten Gewebes im Mark hin.

Fig. 30 zeigt einen Thallusast und basal einen Teil der Haftscheibe im Längsschnitt. Die Algen liegen im Thallusast zentral zwischen sehr lockerem Markgeflecht - ganz ähnlich wie bei der Gattung Alectoria. Nach außen folgen eine dickere feste Schicht aus in Längsrichtung des Astes verlaufenden Hyphen und dann eine dünne, höchstens zweireihige Skleroplectenchym-Rinde aus ganz kurzzelligen Hyphen. - Diese kurzzellige Rinde ist bei den Teretiusculae meines Wissens bisher nicht beachtet worden!
Links unten am Thallusast sieht man einen Teil der skleroplectenchymatischen Haftscheibe. In der Mitte zeigt die Astbasis eine Aufwölbung, die das Substrat nicht berührt hat. Die Haftscheibe muß in diesem Fall von saugnapfähnlichem Bau gewesen sein.

Vergleicht man diesen Schnitt von P. minuscula mit Fig. 32, einem Längsschnitt durch Ast und Basalscheibe von Alectoria implexa f. infumata (H. P. 5708) - einer bartförmigen, von Larix-Zweigen hängenden Flechte - so fallen eine verblüffende Ähnlichkeit und doch einige deutliche anatomische Unterschiede auf.
Ähnlich sind bei beiden Flechten das zentrale, spinnetzartig lockere, algenhaltige Mark und dann das parallel zur Längsachse verlaufende feste Seiroplectenchym mit bes. langgestreckten Lumina.
Im Unterschied zu den Teretiusculae ist (wie schon oben erwähnt) bei Alectoria keine kurzzellige Skleroplectenchymrinde vorhanden. Und die Hyphen der Haftscheibe sind bei Alectoria nicht so kurzzellig bis rundlumig wie bei Parmelia pubescens und P. minuscula, sondern gestreckt.
Bei beiden Parmelien und bei Alectoria sind die Haftscheiben stets algenfrei.

Die Gattung Alectoria hat eine Rinde aus längsverlaufenden, parallelen Hyphen. Im Unterschied dazu könnte man bei den Teretiusculae von einer inneren Rinde (prosoplectenchymatisch) und einer äußeren Rinde (skleroplectenchymatisch) sprechen.

c) Haftscheiben bei Strauchflechten - ein Vergleich

Für diese Betrachtung kann ich keine eigenen Untersuchungen, sondern nur einige Literatur heranziehen.
Haftscheiben treten im Zusammenhang mit der strauchigen Organisationsstufe bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der Flechten auf: So bei den meisten Gattungen der Usneaceen, dann bei Ramalinaceen und an ganz anderer Stelle des Systems bei den Roccellaceen (abgeleiteten Formen der Arthoniales mit bitunicaten Asci). Außerdem gibt es Haftscheiben vereinzelt bei den Stereocaulaceen, den Teloschistaceen und bei den beiden eben behandelten (systematisch nicht ganz sicheren) Parmelia-Arten.
Innerhalb enger Verwandtschaftskreise - so etwa bei den verschiedenen Usneaceen-Gruppen - sind die Haftscheiben sicherlich homologe Gebilde. Die Haftscheiben der Roccellaceen dagegen sind z. B. denen der Usneaceen nur analog. Der Besitz von Haftscheiben allein wäre somit noch kein sicheres Kriterium für eine Homologie von Alectoria und der Parmelia-Section Teretiusculae. Und auch gewisse anatomische Ähnlichkeiten [1] (können auf

[1] (Auch das Prinzip der oberflächenparallelen Rindenhyphen ist mehrmals unabhängig im System der Flechten verwirklicht worden, z. B. bei Alectoria u. a. Usneaceen und an systematisch ganz anderer Stelle bei Anaptychia. - Die zu den Usneaceen gestellte Cornicularia mit unregelmäßig verflochtenen Rindenhyphen zeigt, daß auch in dieser Familie längshyphige Rinden kein durchgängiges Merkmal sind.

Konvergenz beruhen. (In diesem Fall sollten die generativen und chemischen Merkmale noch einmal besonders ins Auge gefaßt werden).

Alectoria:
Für Alectoria nigricans und A. chalybeiformis beschreibt LAMB 1964, daß die Thalli nur mit der Basis ihrer Äste befestigt seien. - Parmelia pubescens und P. minuscula werden bei LAMB übrigens als Alectorien geführt - "attached by discoid intercalary holdfasts".

Usnea:
LINDAU 1895 erwähnt, daß ältere Rasen von Usnea barbata nicht mit einem, sondern mit mehreren, dicht nebeneinander stehenden Haftorganen dem Substrat aufsitzen. Die algenfreie "Basalscheibe" wird bei Usneen aus dem Mark gebildet, das sich in strahlenförmigen Bündeln auf der Unterlage ausbreitet und z. T. auch zwischen Borke und Holz flach eindringt. NIENBURG 1926 gibt die Abbildung eines Haftorgans von Usnea barbata (nach SCHWENDENER) wieder, auf der man sieht, daß die eigentliche Thallusrinde oberhalb der Haftscheibe endet und nur langgestreckte Markhyphen an der Befestigung beteiligt sind.
LAMB 1964 beschreibt für Usnea acromelana v. decipiens, daß die vielen Zweige einer gemeinsamen Haftplatte ("a common basal holdfast") entspringen.

Evernia prunastri:
Nach LINDAU 1895 münden alle Verästelungen des Thallus von E. prunastri in einen Strang, der mit einer Basalscheibe an Baumrinde befestigt ist. Die aus dem Mark hervorgehende algenlose Basalscheibe kann den unteren Teil des Thallus völlig umwuchern. Zur Peripherie der Basalscheibe bilden dicht verflochtene Hyphen eine Art Rinde.

Himantormia:
Eine merkwürdige Art der Anheftung wird von LAMB 1964 für die Usneaceen--Gattung Himantormia mit der einzigen Art H. lugubbris (Hue) Lamb. beschrieben.
Diese Flechte besitzt an der Basis ihrer strauchigen "Metathallusäste" einen algenfreien, gut entwickelten sogenannten "Protothallus". Dieser 5-10mm breite und 0,2-0,5 mm dicke areolierte, granulöse, schwarze Protothallus schmiegt sich eng an den steinigen Untergrund und erinnert an den Thallus einer dunklen Krustenflechte. Oberseits ist dieser Protothallus von einer dunkelbraunen Rindenschicht aus dickwandigen, unregelmäßig verflochtenen und miteinander verschmolzenen Hyphen bedeckt. Die innere Markschicht aus lose und unregelmäßig verwobenen Hyphen erstreckt sich abwärts gegen den Fels. Z. T. sind braune, granulöse Substanzen (unlöslich in KOH oder HCl) und Gesteinskristalle eingelagert. Die Hyphen sind farblos und dickwandig.
Der assimilierende Metathallus beginnt seine Entwicklung mit dem Erscheinen von Algengruppen in einigen Areolen des Protothallus. Der voll ausgebildete Metathallus hat aufrechte, lange Zweige mit einer soliden Zentralachse und einem dünnen Mantel aus Algen-Markschicht und Rinde. - Von Ramalina, zu der diese Art früher als Ramalina lugubris Hue gestellt wurde, unterscheidet sich Himantormia durch einige vegetative und generative anatomische Unterschiede und nicht zuletzt auch durch den Besitz des merkwürdigen Protothallus.

Nach LAMBs Meinung sind die Haftscheiben von Ramalina und Usneaceen-Gattungen von dem beschriebenen Protothallus der Himantormia völlig verschieden und entsprechen ihm nur in der Position. Die Haftscheiben aller anderen Gattungen sind lediglich einfache, anatomisch undifferenzierte Gebilde ohne Mark- und Rindenschichtung. Himantormia dagegen besitzt einen gut entwickelten, berindeten, verrucos-areolierten "Protothallus" und bleibt mit diesem am Substrat angeheftet.

Ramalina:
BRANDT 1906 schildert die rosettenförmige Haftscheibe von Ramalina landroensis; sie besteht aus Bündeln von chondroiden, sehr englumigen, - parallel laufenden Hyphen und hat keine Rinde ausgebildet. (An der Oberfläche der Stränge wird Kalkoxalat abgeschieden).
Mit Hilfe dieser Haftscheiben verankern sich die strauchigen Ramalina-Thalli an Baumrinde oder Gestein, wobei eventuell klebrige Exkrete abgeschieden werden (vgl. PORTER 1917). PORTER meint, daß die longitudinal angeordneten Hyphen der Haftscheibe (z. B. bei Ramalina calicaris) eher die Fortsetzung der ähnlichen Rindenhyphen als des losen Markes darstellen, welches hier über der Grenze der Basalscheibe ende.
DARBISHIRE 1901 äußert die Ansicht, daß die Haftscheibe der Ramalinen der zuerst gebildete Abschnitt des Thallus sei, von dem aus sich die Lagerstiele entwickeln würden [1].
LAMB 1964 erwähnt Ramalina terebrata, deren Thallus aus flachen, dorsiventralen Lappen besteht, die einer kleinen, gemeinsamen, undifferenzierten Haftscheibe entspringen.

Roccella:
Die Anheftungsorgane der Roccellaceen, am basalen Ende der strauchigen Thallusäste befindliche flache Scheiben, sieht DARBISHIRE 1898 als eine Art "Protothallus" an. Die Haftscheiben sind stets steril, d. h. ohne Fortpflanzungsorgane. Einige Arten besitzen nach DARB. Algen in den Haftscheiben (z. B. Roccella montagnei Bél.);bei anderen dagegen sind diese Befestigungsteile stets algenfrei. Anatomisch wird der größte Teil der Basalscheibe vom Mark gebildet. Nach außen kann eine wohlentwickelte Rinde vorhanden sein oder aber nur eine ganz dünne Schicht, die von dem darunterliegenden Mark kaum zu trennen ist. Unterseits hat die Haftscheibe nie eine deutliche Rinde.
Der Durchmesser der Basalscheibe kann (z. B. bei R. montagnei) 6 mm betragen bei einer Dicke von 2 mm. Nach LINDAUs Angaben, 1895, vergrößert sich die Basalscheibe fortwährend durch Einschieben neuer Hyphen sowohl seitlich als nach oben.
Sehr häufig werden auch an verschiedenen Punkten des Thallus bei Berührungsreiz "sekundäre Haftscheiben" ausgebildet. Hierdurch kommt es mitunter auch zu Thallusanastomosen (beschrieben für R. montagnei). Außerdem ist durch sekundäre Haftscheiben für abgelöste Thallusäste die Befestigung am Substrat gesichert.

Stereocaulon:
Auch bei einigen gesteinsbewohnenden Stereocaulon-Arten (Cladoniineae), die ja durch strauchige Wuchsform charakterisiert sind, gibt es das Prinzip

---

[1] (Der Entwicklungsmodus der meisten Strauchflechten ist bisher noch kaum untersucht worden.

der Haftscheibe. - Als Beispiel sei Stereocaulon botryosum Ach. (H. P. 435) genannt. Die Stiele dieser Flechte münden basal in gemeinsame dickere Stiele, mit denen der Thallus am Gestein verklebt ist. Die "Klebstellen" können verdickt sein und auch zu einer gemeinsamen Platte zusammenschmelzen.

Teloschistes:
HILLMANN 1935 (S. 31) erwähnt auch für die Gattung Teloschistes, daß das ± strauchige Lager mit einer Haftscheibe an der Unterlage befestigt sei.

d) Schlußbetrachtung zur Gattung Parmelia

Zum Evolutionsniveau der Parmelia gehört der Besitz von Rhizinen. Die wenigen Ausnahmen - wie die strauchigen Teretiusculae und z. B. auch Parmelia alpicola Th. Fr., die mit Wülsten und Unebenheiten der Thallusunterseite haftet, - kann man für diese Betrachtung vernachlässigen, da sie keine so sichere Stellung in der Gattung Parmelia haben. Eventuell werden sie einmal zu eigenen Gattungen gestellt; jedenfalls stehen sie außerhalb der großen Parmelien-Gruppen.
Bei allen übrigen Parmelien finden sich regelmäßig Rhizinen, mit denen sich der Thallus am Untergrund befestigt [1]. Bei vielen Parmelien findet eine regelrechte "Überproduktion" von Rhizinen statt, wodurch die Anheftung gesichert ist. Andere dagegen bilden Rhizinen eher in spärlicher Zahl und vorwiegend an Stellen, wo sie direkt mit dem Substrat in Berührung kommen.
Solch eine "Rhizinen-Reduktion" hat wohl in den verschiedenen Entwicklungsreihen mehrmals unabhängig stattgefunden: so bei der Untergattung Parmelia, Sect. Cyclocheila (Parmelia caperata u. a.) und bei einigen Irregulares, bei den meisten Arten der Untergattung Amphigymnia, bei einer ganzen Reihe von Arten der Sammelgruppe Melaenoparmelia und bei Parmelia acetabulum.
Meist ist diesen Formen mit eher spärlichen Rhizinen ein gewisser äußerer Habitus gemeinsam, und zwar ein mehr breitlappiger, wenig zergliederter Thallus mit der Neigung zu Einbuchtungen und Runzelbildung. - Die Melaenoparmelien zeigen diese deutliche Korrelation allerdings nicht.
In ihrer früheren Fassung war die Section Amphigymnia [2] (Sammelgruppe für die meisten Parmelien dieser Prägung, zumal wenn eine nackte Randzone erkennbar war. - Es hat sich gezeigt, daß für eine natürliche Anordnung einige Umgruppierungen nötig waren (s. HALE 1964 + 1965), so daß sich auch bei anderen Gruppen Flechten mit schmalen nackten Rändern fanden, und zwar im Zusammenhang mit einer breitlobigen Form. - Man kann sich denken, daß breite Loben nicht so stark dem Abbrechen ausgesetzt sind; bei sehr zergliederten Thalli dagegen ist es nötig, daß sie bis in die äußersten Spitzen befestigt werden. Bei den großlappigen, zusammenhängenden Thallusflächen geben zahlreiche Einfaltungen den Rhizinen besondere Ansatzpunkte, weil einige Partien dadurch dem Untergrund besonders

---

[1] (Bezeichnenderweise nannte man die "Euparmelien" auch einmal "Parmelia subg. Hyporhiza Cromb." (in Gevillea XV, 74, 1867).

[2] (griech. amphi = um, herum; gymnos = nackt.

nah kommen. An solchen Stellen können dann noch regelrechte Rhizinenmuster gebildet werden. Die Ausbildung der Rhizinen ist hier weit kontaktabhängiger als bei feinzergliederten, schmal-lobigen Parmelien. Die oft noch vorhandenen Muster von Papillen (Rhizinenrudimenten) lassen auf eine Entwicklung von vielen Rhizinen zu wenigen schließen.
Bei den oft rosettenförmigen, mehr schmal-lobigen Melaenoparmelien findet man ebenfalls eine Reduktion auf ± funktionsgebundene Rhizinen und oft eine etwas gerunzelte Unterseite. Diese Entwicklungsreihe ist mit den anderen n acktrandigen, rundlobigen Formen nicht zu vergleichen.

Bei allen übrigen schmal-lobigen Parmelien ist meistens eine sehr reichliche Rhizinenproduktion vorhanden. Bei der Section Hypotrachyna sind die mehrfach dichotomen Rhizinen das augenfälligste Merkmal der Section.

Randcilien, die bei zwei verschiedenen Untergattungen der Parmelien verwirklicht sind (Untergattung Parmelia, Sect. Imbricaria, und bei der Untergattung Amphigymnia) möchte ich als ein abgeleitetes Merkmal werten. Zur Ausbildung von Cilien kommt es im Flechtensystem sonst hauptsächlich bei einigen hochabgeleiteten Strauchformen. Es sind randliche Gebilde, die wahrscheinlich unabhängig von den Rhizinen entstanden sind; jedenfalls konnte ich in keinem Fall Übergangsstadien zu Rhizinen finden.

2) OMPHALODIUM

Omphalodium Mey & Fw. wurde 1843 als eigene Gattung, 1890 als Parmelia subgen. Omphalodium Nyl. und inzwischen wieder als eigene Gattung geführt. So kommt es, daß man die Omphalodium-Arten z. T. unter dem Gattungsnamen Parmelia beschrieben findet.
Definitionsgemäß gehören zu Omphalodium (griech. omphalon = Nabel) alle parmelienverwandten Flechten mit einem ± zentralen Nabel. Ob es sich dabei um eine mono- oder polyphyletische Gesellschaft handeln mag, ist nach meiner Kenntnis bisher nicht diskutiert worden. Allerdings hat man einige Arten schon an den verschiedensten Stellen des Flechtensystems unterzubringen versucht. (Die Zahl der hierher gerechneten Arten schwankt zwischen 3 und 10).

a) Literatur:

REINKE 1895 schildert bevorzugt interessante und rare Flechten; so kann man in seinen gut illustrierten Abhandlungen manche sonst kaum erwähnte Besonderheit finden.
Im Abschnitt über die Gattung Parmelia ging er hauptsächlich auf drei nabelbesitzende Arten ein, die heute zur eigenen Gattung Omphalodium zählen. - Die als Parmelia reticulata wiedergegebene südafrikanische Nabelflechte konnte als Parmelia (Omphalodium) hypoleia Nyl. identifiziert werden (s. HILLMANN 1936, S. 229). Für die ebenfalls südafrikanische "Parmelia hottentotta" erwähnt REINKE (S. 186): "Charakteristisch für die Art sind die langen, der Unterseite des Randes entspringenden Fibrillen, die man als Luftrhizinen bezeichnen könnte".
Die nordamerikanische "Parmelia arizonica" sieht REINKE als fortgeschrittensten Typus dieser Nabelformen an. Hier sei der Thallus nicht mehr eigentlich verzweigt, sondern die fast kreisrunde Thallusscheibe erscheine nur ± tief gespalten und der ganze Habitus ähnle sehr einer Umbilicaria.

"Eigentliche Rhizinen finden sich auf der Unterseite des Thallus nicht, dafür aber kleine Warzen und kurze Zäpfchen, die als rückgebildete Rhizinen gedeutet werden müssen" (S. 186).

Bei ZAHLBRUCKNER 1926 steht Omphalodium als Untergattung von Parmelia und als Beispiele werden Parmelia hottentotta und P. arizonica erwähnt.

DODGE 1959, S. 185-193, schildert für Südafrika neun Omphalodium-Arten, davon sechs Arten comb. nov. Dodge und eine Neubeschreibung. Typus-Art für Omphalodium ist O. pisacomense Mey & Fw. Generell wird die vegetative Morphologie der Gattung folgendermaßen charakterisiert: Der recht starre Thallus kann mono- oder polyphyll sein und ist mit einem zentralen oder ezentrischen Nabel befestigt (an Stein oder Borke). Grobe Cilien und "non-functional" Rhizinen können vorhanden sein. Die Oberseite zeigt weiße Reticula[1] (; die Rindenzellen unter den weißen Zonen sind nicht miteinander verleimt.

HALE 1969 bringt in seinem Schlüssel unter "Umbilicate Lichens" (S. 135) Omphalodium arizonicum (Will.) Tuck. Die gelb-grüne Thallusoberseite dieser 3-8 cm großen Flechte zeigt Grate und grobe Papillen. Die schwarze bis dunkelbraune Unterseite hat, nach HALEs Angaben, ebenfalls Grate und grobe, abgeflachte Rhizinen.

b) Eigene Untersuchungen:

Omphalodium hottentottum (H. P. 3690, unter Parmelia hottentotta) gehört zu den auffälligsten und interessantesten Formen der von mir bearbeiteten Flechten.
Die untersuchte Herbarkapsel enthält mehrere unbeschädigte, wohlausgebildete Thalli, die ich zur Unterscheidung mit Th A (2 x 3 cm), Th B (6 x 9 cm) und Th C (3 x 5 cm) bezeichnen will.
Die Thalli haben einen zentralen Nabel, Cilien an den Thallusrändern und den Excipula der Apothecien und unterseits an den äußeren Partien der Thalluslappen unregelmäßige Rhizinomorphen. - An der Thallusoberseite sieht man eine leicht scheckige Zeichnung (weiße Reticula).
Fig. 33 zeigt Thallus C von der Unterseite. Die im Ausschnitt vergrößert wiedergegebenen Partien a-d sind in diesem Überblick gekennzeichnet. Im Ausschnitt a) stehen die Rhizinomorphen + senkrecht von der Unterseite ab. Das Thallusstück im Ausschnitt b) hat stark gekrümmte und der Unterseite anliegende Rhizinomorphen. Man kann auffällige Größenunterschiede beobachten, die etwa einem Parmelia-Muster aus kräftigen und papillösen Rhizinen entsprechen. Ein Sperreffektmuster tritt hier also auch unabhängig von Kontakt und Anheftung in Erscheinung. - Im Ausschnitt c) sind die Rhizinomorphen mehr büschelförmig angeordnet und untereinander verklebt, verwachsen und verfilzt. - In Ausschnitt d) ist ein Teil des Nabels vergrößert wiedergegeben. Die einzelnen Thalluslappen treffen sich im Nabel und bilden dort viele einzelne Faserbündel, die bald wieder miteinander verklebt sind und "eingewachsene" Gesteinskristalle (links unten in der Abbildung d) enthalten.

---

[1] (lat. reticulum = kleines Netz

In Fig. 34 ist das kleinste Exemplar (Th A) von der Unterseite zu sehen. Die zentrale Nabelzone ist kahl und von heller Holzfarbe. Dagegen sind breite Randzonen dicht mit schwarzen Rhizinomorphen besetzt, die einfach, spitz und meist hakenförmig ausgebildet sind.

Die Figuren 35 + 36 zeigen kleine Ausschnitte von der Unterseite des Thallus B. In Fig. 35 (oben rechts) sieht man ein Stück vom Thallusrand mit dichtstehenden, kräftigen Cilien (ca. 0,5 mm lang) und auf der Thallusunterseite die wesentlich schwächeren Rhizinomorphen (0,1-0,2 mm lang); letztere können an einigen Stellen allerdings ebenso groß werden wie die Randcilien. - Unterseite und Anhangsgebilde sind schwarz. Weiter zum Nabel hin nehmen die Rhizinomorphen mehr unbestimmbare Formen an. Neben ± regelmäßigen Wülsten und Erhebungen sieht man miteinander verklebte und stark verfilzte Rhizinomorphen, die sich terminal auch wieder mit dem Thallus verbinden können (s. Fig. 36).
Derartige undefinierbare Strukturierungen der Unterseite treten in einigen Variationen auch bei anderen Nabelflechten auf, z. B. bei einigen Umbilicaria-Arten. Die Funktion dieser - nie der Anheftung dienenden Gebilde ist nicht ohne weiteres erkennbar. Es kommt eine Bedeutung für den Wasserhaushalt in Frage.
Die in Fig. 37 dargestellten Apothecien mit randlichem schwarzen Cilienbesatz sind typisch für O. hottentottum. (Die scheckige Thallusoberseite ist punktiert angedeutet). An anderer Stelle des gleichen Thallus (Th B) finden sich neben ± reduzierten Apothecien auch Buckel und Warzen, die reichlich mit Cilien besetzt sind, aber keinerlei Andeutung eines Fruktifikationsorgans mehr erkennen lassen (sich jedoch wahrscheinlich von solchen herleiten): Fig. 38.
Im Thallusquerschnitt Fig. 39 ist ein cilienbesetztes Apothecium getroffen. Außerdem sind unterseits Rhizinomorphen und links im Bild eine Randcilie (algenfreies Stück) zu sehen; in letztere ziehen parallele Markhyphen hinein. Die im übrigen Thallus unregelmäßig verwobenen Markhyphen wurden nur im linken Teil des Schnittes angedeutet (der Beschauer möge sich die freigelassene Thalluspartie zwischen Algen und unterer Rinde ebenso ausgefüllt denken)! Die eigentlichen Rhizinomorphen werden von dem festen, skleroplectenchymatischen Rindengeflecht gebildet; jedoch sind ziemlich ausgeprägte "Markhöfe" am basalen Teil der Rhizinomorphen beteiligt. - Die Apothecial-Cilien sind Rindengebilde und bestehen aus äußerst kurzzelligen, plasmareichen Hyphenreihen; einen Ausschnitt davon bringt Fig. 40.

Omphalodium arizonicum (H. P. 1688): Der zentral genabelte, große Thallus weist sehr merkwürdige Strukturen auf der Unterseite auf, die kaum noch an Rhizinen erinnern; und zwar erheben sich sehr gleichmäßige Rippen-, Wulst- oder Warzenmuster. Fig. 41 und Fig. 42 zeigen Ausschnitte von zwei typischen Strukturformen. Die "Rippenlandschaften" erweisen sich im Schnitt als Aussackungen des unteren Thallus, gebildet aus Rinde und lockerem Mark (s. Fig. 43). Diese Thallusausstülpungen fallen nicht unter den Begriff "Rhizinomorphen". Man kann sie evtl. mit einigen Wulststrukturen von O. hottentottum (Fig. 36 links) vergleichen, nicht aber mit den eigentlichen Rhizinomorphen. Wenn Rhizinomorphen Markplectenchym enthalten, wie bei den meisten Umbilicarien, dann ist es nicht locker, sondern ± dicht

gelagert. Auffallend in den Schnitten sind zahlreiche feste Markstränge aus parallel verlaufenden, äußerst dicht gelagerten Hyphen. Die Markstränge sind im Tangentialschnitt (parallel zum Thallusrand) quer getroffen (Fig. 43) und im Radialschnitt (Schnittrichtung: Thallusrand/Nabel) im Längsverlauf zu sehen (s. einen Teilanschnitt in Fig. 44).
Einige warzenartige Ausstülpungen, die sonst genauso tiefschwarz wie die Unterseite sind, haben eine weiße Apikalzone, die oft noch eine dunkle mittlere Vertiefung aufweist. Fig. 44 zeigt eine derartige Warze im Schnitt. Die Ähnlichkeit mit der von ROSENDAHL 1907 abgebildeten Durchlüftungswarze auf der Oberseite von Parmelia aspidota ist verblüffend. Es besteht auch hier nach außen über die mittlere Pore der Warze eine direkte Verbindung mit dem lockeren Mark. Die Rinde der Thallusunterseite ist besonders stark chondroid. An der Spitze der Warze dagegen befindet sich ein aufgelockertes Geflecht (Pore). Sicher stehen auch die Warzen von O. arizonicum im Dienste des Gasaustausches; ich möchte sie mit denen von Parmelia aspidota als funktionsgleich ansehen [1]. Die Bezeichnung "Durchlüftungswarzen" will ich deshalb für diese Gebilde bei O. arizonicum übernehmen. Zur international besseren Verständlichkeit könnte man sie auch in beiden Fällen "Aerocyrten" nennen (s. Terminologie).

Omphalodium pisacomense (H. P. 1888): Diese Flechte, die Typus-Art der Gattung, mit einem zentralen flachen Nabel (von ca. 1 cm Dicke bei einem Thallus $\emptyset$ von 2, 5-6 cm) ist unterseits völlig kahl. Die Oberseite dagegen ist auffällig dicht mit papillenartigen Erhebungen bedeckt, die sich im Schnitt als algenfrei erweisen und somit keine Isidien sind. Die Papillen befinden sich auf regelmäßig, fast netzartig angeordneten Graten und Erhebungen des Thallus, An Apothecienrändern und sogar auf den Scheiben sehr alter Apothecien. Einige Papillen haben in der Mitte Risse oder Eindellungen, so daß auch sie als Durchlüftungswarzen fungieren könnten. (Wie ROSENDAHL für die Durchlüftungswarzen von Parm. aspidota beobachtet hat, stellen sich die Öffnungen nach außen erst in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium ein).
Omphalodium pisacomense hat eine sehr eigenartige Berindung aus fein-netzig anastomosierten Hyphen, die in die üblichen Berindungstypen nicht hineinpaßt - und wäre eine gründlichere anatomische Untersuchung wert.

Anatomisch sind diese drei betrachteten Omphalodium-Arten (O. hottentottum, O. arizonicum und O. pisacomense) recht unterschiedlich. Zur Analyse dieser Gattung müßten außer den vegetativen noch andere Merkmale herangezogen werden.

3) CETRARIA

Die Gattung Cetraria umfaßt kaum 50 Arten mit blatt- bis strauchförmigen Thalli. Diese Flechtengruppe wird als ausgesprochen heterogen angesehen,

---

[1] (Aufgelockerte Partien der festen Rindenstruktur sind in den verschiedensten Verwandtschaftsbereichen der Flechten verbreitet, allerdings nicht in Form von Warzen, sondern als Cyphellen und Pseudocyphellen. Letztere findet man auch bei verschiedenen Gattungen der Parmeliaceen (Parmelia, Cetraria, Cetrelia, Platismatia).

und POELT 1969 hält eine Aufteilung in verschiedene Genera für möglich. Einige Arten, die früher zur Section Platysma gehörten, wurden inzwischen von Ch. & W. CULBERSON 1968 zur eigenen Gattung Platismatia gestellt (s. dort).
Bei den blattförmigen Cetrarien sind spärliche Rhizinen, bei den strauchigen Arten Cilien, Hapteren- und Thallusanastomosen vorhanden.

a) Literatur:

SERNANDER 1901 meint, Hapteren und sogar Cilien verschiedener Cetraria-Arten würden sich aus entleerten oder rudimentären Pyknidenwarzen entwickeln.

HILLMANN 1936 unterteilt Cetraria folgendermaßen (wobei Thallusfärbung und habituelle Ähnlichkeit eine Rolle spielen):
I. Section Platysma (Lager blattartig, Rhizinen zerstreut oder fast fehlend; an Rinden oder Gestein).
Subsection A. Glaucescentes
z. B. C. sepincola, C. chlorophylla (die namengebende Art der Subsect. C. glauca steht heute bei Platismatia).
Subsection B. Flavescentes
z. B. C. juniperina, C. pinastri, C. laureri, C. oakesiana.
Subsection C. Fuscescentes
II. Section Eucetraria (Lager blattartig-strauchig, aufrecht. Lagerabschnitte oft der Länge nach rinnig oder röhrig zusammengebogen; meist auf Erde wachsend).
Subsect. A. Flavidae, z. B. C. nivalis, C. cucullata.
Subsect. B. Obscuriores, z. B. C. islandica.

Für meine Betrachtung von Anhangsgebilden ist diese habituelle Unterteilung ganz brauchbar, zumal eine modernere Bearbeitung der Gattung noch nicht vorliegt.

b) Eigene Untersuchungen:

Cetrarien mit blattartigem Lager/ Sect. I

Cetraria chlorophylla (H. P. 1152): Diese von Eichenborke gelöste Flechte hat nur sehr vereinzelte kleine Rhizinengruppen auf der Unterseite. Die Rhizinen zeigen die jeweilige Färbung der Thallusunterseite (hier: weißlich bis bräunlich).
In Fig. 50 ist eine Rhizinengruppe dieser Flechte zu sehen. Die 0, 5-1 mm langen, meist einfachen oder z. T. undeutlich dichotom verzweigten Rhizinen bilden an ihren Enden bei Substratkontakt eine Verdickung oder einen angedeuteten Fuß. Am Substrat kann man allerdings auch einen vom Rhizinenende ausgehenden dünnen Überzug beobachten.
Obwohl der größte Teil der Thallusunterseite völlig rhizinenfrei ist, stellen die wenigen vorhandenen Anhangsorgane schon einen wirksamen Anheftungsmechanismus dar. Die Verbindung mit dem Untergrund ist sehr fest, so daß die Rhizinen beim Lösen eines Thallusstücks oft eher vom Thallus als vom Substrat losreißen. Da die Thallusränder meist rhizinenfrei sind, ist ein Umschlagen oder leichtes Aufrichten der Loben möglich. (Eine solchermaßen beginnende Entwicklung zu strauchiger Wuchsform wäre denkbar).

Einen Rhizinen-Längsschnitt gibt Fig. 51 wieder. Man sieht eine ziemlich lange, kräftige Rhizine, an derem unteren Ende noch anhaftendes Substrat getroffen ist. Die Rhizine hat einen markartigen Kern aus dicht gelagerten, longitudinal verlaufenden Hyphen und eine dünne Rindenschicht aus isodiametrischen Zellen, entsprechend der unteren Thallusrinde. - Anders als bei Parmelia-Arten, laufen hier zahlreiche Markhyphen in die Rhizine hinein; und die Vermutung liegt nahe, daß die Rhizinen einen echten Markanteil besitzen.
Die paraplectenchymatische Thallusrinde ist übrigens charakteristisch für die "eigentlichen Cetrarien" und unterscheidet sie deutlich von anderen Parmeliaceen-Gattungen, auch von den früher zu Cetraria gerechneten Platismatien (darauf wiesen DAHL 1952 und Ch. & W. CULBERSON 1968 hin).

Cetraria sepincola (H. P. 1589 und 1590): Bei den betrachteten Flechtenproben fanden sich Rhizinen ausschließlich an den wenigen Punkten der Anheftung. Meist stehen die ziemlich kräftigen Rhizinen in Gruppen und sind alle mit dem Substrat verbunden. - Die Induktion der Rhizinenbildung scheint hier vom Kontaktreiz abzuhängen. - Fig. 48: Ein Thalluslappen ist mit randständigen Rhizinen an einem Zweig befestigt. Die Rhizinen können entsprechend lang werden, wenn der Thallus sich höher über das Substrat wölbt. In Fig. 45 ist eine einzelne, 0,7 mm lange Rhizine in Kontakt mit dem Untergrund zu sehen. Fig. 47 zeigt die Verschmelzung zweier Thalluslappen von der Unterseite gesehen und Fig. 46 eine Art Rhizinenbrücke. Thallusanastomosen sind eine bei vielen Cetraria-Arten zu beobachtende und manchmal recht auffällige Erscheinung.

Cetraria laureri (H. P. 566): Der Thallus haftet an einzelnen oder Gruppen von kaum mehr als drei Rhizinen, die so spärlich verteilt sind, daß die Unterseite fast kahl wirkt. Mit der in Fig. 49 wiedergegebenen Rhizine war ein größeres Thallusstück befestigt.

Eine fast kahle Unterseite mit vereinzelten Rhizinen (mehr zur Mitte des Thalluslappen) zeigt auch Cetraria juniperina (H. P. 1588). Die bis zu 0,5 mm langen Rhizinen sind in der Farbe gelblich wie der übrige Thallus und haften alle am Substrat.
Auffällig bei dieser Flechte sind die zahlreichen schwarzen Pykniden-Warzen am Rande und auf der Oberseite des Thallus. - Es kommt vor, daß einmal eine Warze etwas kräftiger auswächst (Fig. 145); und es mag an solcher Stelle ausnahmsweise auch eine Verklebung mit anderen Thallusteilen möglich sein - die Regel ist es nicht. Mit Cilien, Rhizinenbrücken und Thallusanastomosen haben diese warzigen Gebilde nichts zu tun. SERNANDERs Annahme, Cetraria-Cilien entstünden aus Pyknidenanlagen, kann ich nicht bestätigen. Am Schluß des Abbildungsteils sind einige Thallusgebilde zusammengestellt, die man fälschlich für Anhangsorgane halten könnte, die jedoch nicht hierher gehören, - darunter auch Pyknidenwarzen von Cetr. juniperina und C. nivalis (Fig. 144 + 143).

Cetrarien mit blattartig-strauchigem Lager/ Sect. II (Eucetraria)

Cetraria nigricans mit rinnigen bis flachen Lagerabschnitten und Randcilien wird von POELT 1969 unter der Sect. Cetraria geführt. Bei HILLMANNs Unterteilung nach Thallusfarben wäre diese braune Flechte zur Subsect. Obscuriores zu rechnen.

Cetraria nigricans (H. P. 5364) von Südhängen aus Torne Lappmark mit dunkelbrauner Ober- und Unterseite hat nur äußerst spärliche, ± rudimentäre Randcilien (Fig. 52). Einige vom Rand der Unterseite ausgehende Cilien übernehmen Hapterenfunktion, indem sie rhizinenähnlich mit einem Fuß an Substratteilen haften (Fig. 53). Im allgemeinen wird bei dieser Flechte die Anheftung nicht von Anhangsorganen übernommen, sondern vielfach zerschlitzte und gekrümmte Thalluslappen verknäueln sich mit dem lockeren Substrat.
Eine andere Probe von Cetraria nigricans (H. P. 1065) von feuchten nordseitigen Felshängen aus Inari-Lappland zeigt einen von der ersten Probe ziemlich verschiedenen Habitus. Die Flechte hat einen durchgehend mit unregelmäßigen Cilien besetzten, etwas wulstig eingerollten Rand und außerdem viele Cilienbrücken. Der von der dunkelbraunen Oberseite gesehene Thallusabschnitt in Fig. 54 gibt einen Eindruck vom Habitus dieser "cilienreichen" Flechte. Ein von der weißlichen Unterseite betrachtetes Flechtenstück in Fig. 55 zeigt bei vielen Cilien deutliche Spuren der Substrat-Anheftung. Die mit Erdteilchen besetzten Cilien machen einen ganz rhizinenähnlichen Eindruck. - Cilien mit Hapterenfunktion sind bei dieser Flechte keine Ausnahme, sondern eher die Regel. Da die Mehrzahl der Cilien jedoch frei ist, sollen sie - wie Randcilien allgemein - nicht zu den primären, sondern zu den sekundären Haftorganen (Hapteren) gerechnet werden. Anastomosen von Cilien verschiedener Thalluslappen (Cilienbrücken) sind ebenfalls häufig (Fig. 58 + 59) und tragen sicher zu einer Verfestigung des Thallus bei. Fig. 59 zeigt eine recht komplizierte Verkettung verschiedener Thallusabschnitte, die mit a, b, c + d gekennzeichnet wurden.

Im Schnitt erweist sich die Cilie als algenfrei und besteht aus einem dichten, verquollenen, ± in Längsrichtung der Cilie verlaufenden Seiroplectenchym mit einer dünnen - skleroplectenchymatischen Berindung.
Die Rinden von Cetr. nigricans und Cetr. islandica sind in den von mir angefertigten Präparaten nicht deutlich paraplectenchymatisch, wie ich es bei verschiedenen blattförmigen Cetraria-Arten beobachten konnte, sondern eher skleroplectenchymatisch.

Die strauchig-aufrechten hellbraunen Thallusäste von Cetraria islandica (H. P. 1587) sind, besonders an den oberen Abschnitten, dicht mit dunkelbraunen Randcilien besetzt. Die Cilienlänge schwankt zwischen 0,1 und 0,7 mm. Fig. 56 gibt einen abgeflachten, dicht mit dörnchenartigen Cilien berandeten Thallusabschnitt wieder.
Verbindungen der einzelnen Thallusäste sind bei dieser Flechte nicht durch Cilienbrücken, sondern durch Anastomosen von normalen Thallusästen an den verschiedenen Berührungspunkten erreicht. Fig. 57 zeigt zwei solcher sekundär miteinander verwachsenen Thallusstellen (von einer Probe H. P. 5970). Die viel größeren Thalli der Probe 5970 haben nur einige, ganz vereinzelte Randcilien. - Thallusanastomosen sind auch bei dieser Probe sehr häufig. Außerdem konnte ich sie auch bei der habituell sehr ähnlichen, gelblichen Cetraria cucullata (H. P. 4273) vielfach beobachten.

c) Schlußbetrachtung zur Gattung Cetraria:

Generell kann man sagen, daß die strauchförmigen, erdbewohnenden Cetraria-Thalli frei von Rhizinen sind, aber sehr häufig Randcilien besitzen.

Innerhalb von Arten treten sehr starke Schwankungen in Anzahl und Ausprägung der Cilien auf. Ob es sich hierbei um verschiedene Rassen oder um rein exogen bedingte Variationen handelt, müßte noch untersucht werden.

Die blattförmigen Cetraria-Arten sind stets mit unterseitigen Rhizinen befestigt, die jedoch nur in minimaler Zahl vorhanden sind.
Bei Cetraria sind die Rhizinen ebenso wie die Thallusunterseite meist von ± heller Farbe - im Gegensatz zu den vorwiegend dunkelbraunen bis schwarzen Parmelia-Rhizinen. Es handelt sich allerdings um keinen durchgehenden Unterschied.
Die foliosen Thalli von Cetraria liegen im allgemeinen dem Untergrund nicht so flach an wie Parmelien, sondern zeigen oft ± aufgerichtete Loben, was natürlich auch in einem Zusammenhang mit Rhizinen-Anzahl und -Verteilung steht.
Zur Frage: "Handelt es sich bei Cetrarien um eine Rhizinenreduktion?" soll folgendes gesagt werden: Die Zahl der Rhizinen ist im Vergleich mit den meisten Parmelia-Arten stark vermindert; es gibt nie Papillenmuster.

Bei den verschiedenen Parmeliaceen-Gattungen handelt es sich ja um parallele Entwicklungsreihen, die auch innerhalb der Gattungen parallele Reihen erkennen lassen. - Es ist möglich, aber nicht zu beweisen, daß rhizinenreiche Blattformen das Primäre bei diesen Entwicklungsreihen darstellen.

Bei blattförmigen Cetraria-Arten ist die Zahl der Rhizinen stark reduziert, die Rhizinen selbst aber sind keine Rudimente, sondern an die Funktion der Anheftung gebundene, kräftig ausgebildete Organe.

4) CETRELIA und PLATISMATIA

Diese beiden Gattungen mit großblättrigen, meist breitgelappten Lagern und spärlichen Rhizinen erinnern habituell sehr an die Parmelia-Untergattung Amphigymnia. Ihr Substrat ist Rinde und kalkfreies Gestein.

a) Literatur:

Ch. & W. CULBERSON 1968 stellten die Gattungen Cetrelia und Platismatia auf. Cetrelia (14 Arten) entspricht der ehedem zu den Amphigymnien gerechneten Parmelia cetrarioides-Gruppe und Platismatia (10 Arten) der ehemaligen Cetraria glauca-Gruppe. Beide, eng zusammengehörende Gattungen werden auch als "parmelioid Cetrariae" bezeichnet. Sie unterscheiden sich jedoch im unterschiedlichen Vorherrschen einiger morphologischer Charakteristika und besonders in chemischer Hinsicht [1] (und können nicht als eine gemeinsame Entwicklungslinie betrachtet werden.
Bei beiden Gattungen sind Rhizinen stets, wenn auch nur spärlich vorhanden. Marginale Cilien kommen nicht vor.

b) Eigene Untersuchungen:

Cetrelia cetrarioides (H. P. 444 + 3844) hat eine schwarze, runzlige Unterseite. Rhizinen finden sich ausschließlich an einigen, wenigen Punkten der Anheftung. Die dunklen Rhizinen sind bis auf einzelne Ausnahmen unver-

---

[1] (Medulla-Substanzen bei Cetrelia aromatisch, bei Platismatia Fettsäuren.

zweigt, z. T. etwas gedrungen, und schmiegen sich mit einem breiten Fuß allen Unebenheiten des Untergrundes an.
In Fig. 60 und Fig. 61 sind zwei verschiedene Entwicklungsstadien von Rhizinen der Probe 3844 im Längsschnitt dargestellt (beide Figuren im gleichen Maßstab!). Die nur ca. 0,1 mm lange Rhizine in Fig. 60 kann man als ein frühes Entwicklungsstadium ansehen. Allerdings ist sie schon ein voll in Funktion stehendes Organ, das mit zu einem Fuß auslaufenden Hyphen fest am Substrat sitzt. (Reste des pflanzlichen Substrats kann man an der unteren Zellreihe und einigen seitlichen großen Zellen erkennen). Die Hyphen der Rhizine entspringen der platysmoiden, braun pigmentierten unteren Rinde, haben aber deutlich längliche Lumina und sind ± parallel angeordnet. Die Hyphenwände sind leicht braun pigmentiert und miteinander fest verquollen. - Zahlreiche Markhyphen münden in die untere Rinde, jedoch nicht direkt in die Rhizine.
Die in Fig. 61 dargestellte, kräftig entwickelte Rhizine ist nur in einem Ausschnitt wiedergegeben. Es fehlt der untere Teil des Fußes. Oberhalb der Rhizine sind nur noch einige Markhyphen angedeutet, da der übrige Teil dem Thallusquerschnitt in Fig. 60 entspricht. - Bei dieser Rhizine fällt eine äußere, dunkelbraun pigmentierte Berindung auf, die anatomisch der unteren Thallusrinde gleicht. Und nur im Zentrum der Rhizine sieht man einen helleren Kern aus lang-lumigen parallel verlaufenden Hyphen, die - wenn auch ohne scharfe Grenze gegen das Mark - keine Fortsetzung von Markhyphen darstellen, sondern sich von Rindenzellen herleiten. Die Hyphen in der Rhizine sind 1-1,5 μ dick, die der Markhyphen dagegen 2-3 μ.
In diesem Entwicklungsstadium entsprechen Cetrelia-Rhizinen mit "Mark und Rinde" der von ROSENDAHL 1907 für Braune Parmelien gegebenen Rhizinenbeschreibung. - Die junge Rhizine (Fig. 60) läßt deutlich den Entwicklungsbeginn aus Rindenhyphen erkennen. Mit zunehmender Länge der Rhizine wird der Thallus weiter vom Substrat abgehoben, und die Rhizinen werden mit einer platysmoiden Berindung zusätzlich gefestigt. Über beiden Rhizinen ist eine Art "Markhof", d. h. eine leichte Vorwölbung des Marks, zu sehen, was auch bei Parmelia-Rhizinen oft vorkommt.

Platismatia glauca (H. P. 5508): Die schwarz-braune Thallusunterseite dieser Flechte ist zum größten Teil kahl und hat nur sehr vereinzelte kleine Rhizinengruppen. Manchmal haftet ein Thallusstück sogar nur an einer einzelnen kräftigen Rhizine. Die Rhizinen sind recht unregelmäßig in Form und Größe (s. Fig. 62 + 63). Neben vereinzelten, oft weißlichen Rhizinenrudimenten von 0,1-0,2 mm Länge finden sich kräftige 0,6-1,7 mm lange Rhizinen.
Platismatia glauca (H. P. 6763): Ein großer sich ± vom Untergrund aufrichtender Thallus sitzt an Pinusborke. Die Anheftung geschieht auch hier durch einige Gruppen kräftiger, dunkler Rhizinen, welche am Substrat einen flachen Fuß bilden.
Längsschnitte durch eine ca. 0,7 mm lange Rhizine lassen - noch ausgeprägter als bei Cetrelia - einen hellen markartigen Kern aus dichten, langgestreckten Hyphen und eine dunkle Berindung in der Art der unteren Thallusrinde erkennen. Ähnlich wie bei Cetrelia ist auch hier weder eine deutliche Rindengrenze zum Mark noch eine Fortsetzung von Markhyphen in die Rhizine zu sehen.
Ich möchte annehmen, daß bei Platismatia und Cetrelia, ebenso wie bei

Parmelia, die Rhizinen ihren Ausgang von Rindenhyphen nehmen. Ob es sich bei Cetraria-Rhizinen entsprechend verhält oder ob dort ein echter Markanteil vorhanden ist, könnte erst eine genaue Analyse verschiedener Entwicklungsstufen ergeben.

5) PANNOPARMELIA

Diese in Australien, Neuseeland und Südamerika vorkommende Flechtengattung mit nur 2 (oder nach neueren Angaben 5) Arten zeigt eine auffallende morphologische Erscheinung: auf der Thallusunterseite ist ein verhältnismäßig dickes, schwammartiges Polster ausgebildet. - Diese Schwammschicht, die ich "Spongiostratum" nenne (s. Terminologie), ist nur noch mit einer ähnlichen Bildung bei den Anziaceen zu vergleichen. Und so wurde Pannoparmelia denn auch eine Zeit lang als Subgenus der Gattung Anzia geführt, und zwar nur auf Grund dieser äußerlich ähnlichen Schwammschicht, obwohl sie sonst mit dieser Gattung kaum Gemeinsamkeiten hat - weder im vegetativen noch im generativen Bau. Bei mikroskopischer Betrachtung der Schwammstrukturen fallen erhebliche Unterschiede zwischen den beiden Formen auf, was DARBISHIRE 1912 dazu veranlaßte, die Anzia-Untergattung Pannoparmelia in den Rang einer Gattung zu erheben. - Inzwischen wurde für Anzia eine eigene Familie Anziaceae aufgestellt. Die Gattung Pannoparmelia (mit 8-sporigen Asci und fast kugeligen Sporen) ließ man bisher bei den Parmeliaceen.

a) Literatur:

DARBISHIRE 1912 definierte die Gattung Pannoparmelia (Müll.-Arg.) Darbish. nach ihrer charakteristischen Schwammschicht [1] folgendermaßen: "Stratum medullare inferius pannosum, ex rhizinis constitutum crassis et multicellularibus transverse et longitudinaliter" (S. 11). - Bei Anzia dagegen besteht die Schwammschicht aus einzellreihigen Filamenten. Dazu ist ein Thallusquerschnitt von P. anzioides abgebildet (s. Abb. aus d. Lit. Nr. II/2).

b) Eigene Untersuchungen:

Von Pannoparmelia anzioides stand mir eine Probe von 4 Thalli aus dem Mus. bot. Berol. Nr. 417 zur Verfügung. Auffallend sind außer der schwarzen Schwammschicht zahlreiche aus dem Spongiostratum herausragende, kräftige Rhizinen, die DARBISHIRE in seiner Beschreibung nicht erwähnt. Einige Rhizinen sind mit anhaftenden Moosresten verbunden, andere bilden Brücken zu Lappen vom eigenen Thallus. Im Foto 5 ist ein kleines Thallusstück von der Oberseite aufgenommen. Man sieht das seitlich unter den schmalen Loben hervorragende dicke Spongiostratum und im unteren Teil eine Rhizine mit Fuß.
Einen Schnitt durch Thallus und Rhizine zeigt Foto 6 . In die nur im oberen Teil angeschnittene Rhizine ziehen Markhyphen hinein. (Da es sich um verhältnismäßig altes Herbarmaterial von 1941 handelt, ließ sich das Plasma kaum anfärben. Vgl. dazu DARBISHIREs Abbildung, auf der auch das Palisadenplectenchym der Oberrinde zu erkennen ist).

---

[1] DARBISHIRE spricht von "Hypothallus".

In der Benennung von Rinde und Mark herrscht bei DARBISHIRE einige Unsicherheit. Er spricht von oberer und unterer Markschicht, die er im Abbildungstext allerdings mit "cortex" bezeichnet.
Ich möchte die Anatomie dieser merkwürdigen Flechte folgendermaßen deuten: Das unterhalb der Algenzone befindliche Plectenchym aus gestreckten, unpigmentierten Hyphen sehe ich als Mark an. Die vom hellen Plectenchym sich anatomisch stark abhebende untere Thallusbegrenzung aus dunklen, blasig aufgetriebenen, dicht verflochtenen Hyphen sehe ich als Rinde an. Somit ist auch das Spongiostratum, das der unteren dunklen Thallusschicht entspringt, als ein Gebilde der unteren Rinde gedeutet. - Die Rhizine nun hat neben einem inneren echten Markanteil eine äußere Rinde. Im oberen Teil der Rhizine gehen von der Berindung auch Spongiostratumstränge aus, die mit dem übrigen Polster in Verbindung stehen. Das helle Mark erstreckt sich, wie andere Schnitte erkennen ließen, in Form von dichtgedrängten, longitudinalen Hyphen bis in den Fuß der Rhizine.
Einen Eindruck von der Struktur des Spongiostratums gibt im Überblick das Rhizinenfoto 6 und in stärkerer Vergrößerung der einzelnen Elemente Foto 7 . Die von DARBISHIRE nur flüchtig untersuchten Strukturen sollen jetzt etwas genauer geschildert und ihre Entstehungsverhältnisse geklärt werden.
Wie wir gesehen haben, sind bei dieser Flechte zusätzlich kräftige Rhizinen ausgebildet, und die Schwammschicht kann nicht als "ex rhizinis" gedeutet werden. - DARBISHIRE beschreibt die Hyphenbündel des Spongiostratums als sowohl in der Länge als auch im Querschnitt vielzellig, was sich bei mikroskopischer Betrachtung auch als erster Eindruck erweist. - Die genaue mikroskopische Analyse ergab, daß die Stränge des dreidimensionalen Netzwerkes nicht eigentlich aus vielen Zellen, sondern aus zahlreichen blasigen Ausstülpungen bestehen. Diese Elemente des Spongiostratums bei Pannoparmelia sollen als "Blasenstränge" bezeichnet werden. Aus dem Rindengeflecht mit ebenfalls leicht blasiger Oberflächenstruktur, das die Unterseite in ± zusammenhängender Fläche überzieht, entspringen in regelmäßigen Abständen Blasenstränge, die zu einem lockeren räumlichen Maschenwerk anastomosieren.
Im Querschnitt einer kleinen Lobe kann man an beiden Rändern eine Art Rindenbildungsplectenchym innerhalb der Markschicht finden, siehe Übersichts-Schema Fig. 66. Es sind bräunliche, verdickte Hyphen, die den Übergang zur Rinde darstellen. Einen vergrößerten Ausschnitt aus dem Rindenbildungsplectenchym zeigt Fig. 65. Man kann an diesem Geflecht die blasigen Ausstülpungen in statu nascendi beobachten. (Einen Größenvergleich geben die untere Rinde und ein Stück des Spongiostratums, die in dieser und in den folgenden Abbildungen nach oben weisen).
Die Hyphen der Rindenbildungszone zeigen mehrfach bauchige Verdickungen, die stellenweise fast "perlenkettenartig" aussehen, ohne daß gleichzeitig Querwandbildungen stattfinden. - Die einzelnen Blasen entsprechen also nicht der Länge einer Hyphenzelle! Außerdem kommt es zu zahlreichen Ausstülpungen (Vesikeln), die sich der Ursprungshyphe wieder anlegen und mit ihr anastomosieren oder auch mit Nachbarhyphen zusammenwachsen können.

Ein Entwicklungsschema der Blasenstränge ist in Fig. 64 dargestellt:
a) Eine vorher glatte Hyphe schwillt mehrfach blasig an.

b) Die Hyphen bilden sackartige Auswüchse und anastomosieren laufend mit diesen sich faltig anlegenden Derivaten. Im Querschnitt kann eine Vielzelligkeit der Stränge vorgetäuscht sein.
c) Es kommt zu mehrfach übereinanderliegenden und miteinander wieder verschmelzenden Aussackungen.
d) Verschiedene Blasenstränge können durch Vesikel-Anastomosen miteinander in Verbindung treten. Daneben finden sich auch echte Verzweigungen, die wieder mit einem anderen Strang anastomosieren können. So kommt es zur Vernetzung.
Ein junges Anastomosenetz, welches das Schema d) illustriert, gibt Fig. 68 wieder. Es handelt sich hier um einen horizontalen, direkt unterhalb der Rinde geführten Schnitt (Rindenbildungsplectenchym). In der unteren Rinde selbst sind die blasigen Hyphen sehr dicht miteinander verflochten und verwachsen. Einen Ausschnitt des voll entwickelten, von der Rinde auswachsenden Spongiostratums zeigt Fig. 67. Die Blasenstränge haben im Verhältnis zu Mark- und Rindenhyphen eine beträchtliche Dicke (durchschnittlich 20 μ). Ein Anschnitt (rechts oben im Bild) läßt die vielen faltig übereinanderliegenden Hyphenderivate erkennen. In einem anderen angeschnittenen Blasenstrang (links im Bild) ist der nur sehr dünne, kaum noch zusammenhängende zentrale Plasmafaden angedeutet. (Das Plasma der Blasenstränge ließ sich zwar schwer, aber mit der beschriebenen Sukzedanfärbung z. T. doch noch schwach blau anfärben).
Mir sind bei anderen Flechten keine den Blasensträngen vergleichbaren Strukturen bekannt. - Bei der placodialen Flechte Buellia wahlenbergii (H. P. Exc. 325) fand ich in Schnittpräparaten auf der Unterseite ein sehr lockeres, braunes Geflecht aus verdickten Hyphen, die z. T. auch leicht bauchige Aufschwellungen haben und darin etwas an Pannoparmelia erinnern. Eine entfernte Ähnlichkeit mit der blasig strukturierten Unterrinde von Pannoparmelia fand ich bei der platysmoiden Unterrinde von Parmelia laevigata. Zu dem Blasenstrang-Spongiostratum lassen sich hiervon allerdings keinerlei Verbindungen herstellen.
Funktionell kann man sich das dicke Spongiostratum als wirksamen Wasserspeicher vorstellen.

PARMELIOPSIS

Die kleine Gattung Parmeliopsis, die auch zu den Parmeliaceen gehört, habe ich selbst nicht untersucht. Für Parmeliopsis wird in der Literatur erwähnt, daß der anliegende, rosettenförmige Thallus mit Rhizinen festgeheftet sei. GALLØE 1947 beschreibt, daß die Rhizinen von Parmeliopsis ambigua (Ach.) Nyl. schwarz, pinselartig und ziemlich spärlich seien. HILLMANN 1936 schildert für die gleiche Art die Unterseite als etwas runzlig, glänzend und "oft bis zum Rande mit helleren oder dunkleren Haftfasern besetzt".

II. ANZIACEAE

Bei der Familie Anziaceae mit nur einer Gattung Anzia haben alle Arten als Charakteristikum ein unterseitiges Spongiostratum. Die Schwammstrukturen von Anzia unterscheiden sich mikroskopisch deutlich von denen der Gattung Pannoparmelia.

Die Gattung Anzia, für die bisher 28 Arten angegeben sind, ist sowohl in tropischen und subtropischen Gebieten als auch in gemäßigten Zonen, Nordamerika und dem nördlichen Ostasien, vertreten; sie fehlt jedoch in Europa.

a) Literatur:

STIZENBERGER 1861 stellte die Gattung Anzia Stiz. auf und wies darauf hin, daß sie von den Parmelien durch "den dicken polsterförmig-faserigen Hypothallus" und vielsporige Schläuche mit einzelligen, z.T. mondsichelförmigen Sporen verschieden sei. Typus gen. ist Anzia colpodes (Ach.)Stiz.

REINKE 1895 stellte Anzia colpodes in einer Habitus- und zwei Schnittzeichnungen dar. Das "anastomosierende Fasergeflecht der Unterseite" schildert er folgendermaßen: "An Stelle einer Rinde der Unterseite entwickelt sich aber hier ein schwammiges, lockeres Flechtwerk sehr dicker und dabei ganz kurzzelliger Hyphen, die vielfach netzartig miteinander anastomosieren".
Nach ASAHINA 1935 läßt sich das "charakteristische Schwammgewebe" der Gattung Anzia vom eigentlichen Mark durch die verdickten, kurzgliedrigen, von Flechtenstoffen freien Hyphen unterscheiden. Das Schwammgewebe ist nach seiner Meinung als untere Rinde zu betrachten. - Auf Grund der unterschiedlichen Anatomie des Marks teilt ASAHINA die Anzia-Arten in 3 Sectionen:
I. Sect. Duplices: mit doppelter Markschicht: einem lockeren Markanteil und einem unteren dichten Markteil aus verleimten, parallel zur Lagerfläche verlaufenden Hyphen. - Das Schwammgewebe, das dem dichten Mark entspringt, läßt die Thallusränder frei und ist nicht immer kohärent. / Beispiele: A. japonica und A. stenophylla (s. Abb. aus d. Lit. Nr. II, 5).
II. Sect. Simplices: mit einfacher Markschicht. / Beispiele: A. colpodes, A. colpota, A. gracilis (s. Abb. aus d. Lit. II, 13).
III. Sect. Nervosae : die Markschicht ist mit einem zentralen Nerv versehen. / Beispiele: A. hypoleucoides und A. leucobatoides (s. Abb. aus d. Lit. II, 19).
Vergleiche zu den 3 Sectionen auch das Schema von SATO 1954 in Abb. aus der Lit. Nr. II, 1.

SATO 1939 schuf für die Gattung Anzia Stizbg. sens. str. eine eigene Familie Anziaceae Sato.

b) Eigene Untersuchungen:

Anzia colpodes (H. P. 8317) von Baumrinde aus North Carolina hat, mit bloßem Auge betrachtet, eine dunkle, samtige Unterseite und helle Ränder. Sieht man sich den Thallus mit der Lupe an, so erkennt man auf der Unterseite ein dichtes schwammiges Polster von dunkelbrauner bis schwarzbrauner Farbe, das grobmaschig und elastisch ist. Besonders in feuchtem Zustand ist es ganz schaumgummiartig weich. - Nach einer persönlichen Mitteilung von POELT war die in feuchtem Zustand gesammelte Flechte so stark aufgebogen, daß sie wie sorediös wirkte. Diese Erscheinung ist eventuell auf eine im Vergleich zum übrigen Thallus stärkere Ausdehnung des Spongiostratums zurückzuführen. - Bei stärkerer Vergrößerung erinnert das netzmaschige Spongiostratum etwas an das Leitbündelnetzwerk von Luffaschwämmen.

Aus dem Spongiostratum ragen zahlreiche kräftige, schwarze Rhizinen heraus, die an übereinanderliegenden Thalluslappen auffällig viele Rhizinenbrücken bilden. Fig. 69 ist ein von oben gesehenes Habitusbild. Man möge die zahlreichen Rhizinenbrücken beachten, die eine feste Verbindung zwischen den einzelnen Thalluslappen herstellen. Fig. 73 bringt eine Rhizinen-Brücke im Ausschnitt, die in der Übersicht (Fig. 69) im mittleren Teil rechts zu sehen ist. Merkwürdig an dieser Rhizine ist, daß sie etagenweise mit Thallusresten verwachsen ist. Ich deute diese "Etagenrhizine" so, daß sie, nachdem sie sich an einem Thalluslappen befestigt hatte, wieder losgerissen wurde und dabei Oberrinde und Algenzone mitnahm, später aber weiterwuchs. Dieser Vorgang muß sich dann noch einmal wiederholt haben. Ein in jeder "Etage" angedeuteter Fuß bestärkt die Annahme dieser Entwicklung.
In den Figuren 70 + 72 sieht man schwarze Rhizinen mit pinselartig zerteilten Enden aus weißen Hyphen. In Fig. 71 sind mehrere miteinander verwachsene Rhizinen und links unten eine kleine Rhizinenbrücke zu sehen. Das sehr verklebte Spongiostratum wurde nur stellenweise angedeutet.
Fig. 74 zeigt ebenfalls eine Brückenbildung. In Fig. 75 ist ein Thallusstück zu sehen, an dem das Fasergeflecht z. T. gelöst ist. So wird der Übergang Mark-Spongiostratum deutlich. Die Rhizinen setzen direkt am weißen Mark an und sind von unterschiedlicher Stärke. Zwei Rhizinen (rechts oben und die kleine in der Mitte) zeigen gallertige Abscheidungen.
Das in Fig. 76 wiedergegebene Thallusstück hat - weit entwickelte Rhizinen, die z. T. mit einem stempelartigen Fuß an vertrockneten Pflanzenresten haften. Die schwarzen Rhizinen haben milchigweiße Enden. Rechts oben ist wieder eine Rhizinenbrücke zu sehen, die zwei Thalluslappen verbindet.
Die Rhizinen von Anzia colpodes zeigen überwiegend die Tendenz zur Anheftung. Pinselartige Enden, klebrige Abscheidungen und Fußbildung sind häufig und führen bei Kontaktreiz leicht zu einem Verkleben mit der entsprechenden Reizquelle.
Anzia colpodes gehört zu der Section Simplices.
Die Mikrozeichnung Fig. 78 zeigt einen Rhizinenlängsschnitt. Der darüberliegende, quergetroffene Thallus läßt die Fortsetzung der Markhyphen in die Rhizine erkennen. Die Hyphen der Rhizine sind an der Peripherie rindenartig kurzzellig und stark verquollen. Anders als bei Parmelia, stammen bei Anzia "Mark und Rinde" der Rhizine aus dem Mark. - Am Ende der Rhizine sind die Hyphen nicht mehr miteinander verklebt, sondern stark aufgelockert. Nur an der Basis zum Thallus ist die Rhizine mit dem Spongiostratum verbunden, von dem hier nur einige Maschen angedeutet sind.
In Fig. 77 ist ein Ausschnitt aus dem Spongiostratum dargestellt. Rechts oben sind einige Markhyphen zu sehen, aus denen das dickhyphige Anastomosenetz hervorgeht. Das Mark geht stufenweise in das Spongiostratum über, indem die Hyphen immer dicker und kurzzelliger werden und lockerer angeordnet sind. Es kommt zu Verzweigungen, die mit einer benachbarten Hyphe anastomosieren und durch nachträgliches Hyphenwachstum und Zellteilungen große Maschen bilden, - die man sich in dreidimensionaler Anordnung vorzustellen hat. Die Hyphen des Spongiostratums bleiben bei Anzia stets einzellreihig.
Die meisten Autoren sahen das Spongiostratum der Anzien als morphologisch abgewandelte untere Rinde an. - Die Entscheidung, ob es sich um ein dem

Mark oder der Rinde homologes Gebilde handelt, ist nicht einfach zu fällen. Es gibt keine nahe verwandte Flechte mit "normaler" Unterrinde, mit der man homologisieren könnte. Eine zusammenhängende feste Rindenschicht zwischen Mark und Spongiostratum wie bei Pannoparmelia gibt es bei Anzia nicht. Man könnte die Schwammschicht hier ebensogut als Fortsetzung des Marks deuten. - Sehr viele foliose Flechten haben nach unten einen festen Rindenabschluß. Jedoch findet man bei einigen Blattflechten auch einen lockeren Markabschluß (Pilema), z. B. bei Peltigera, Solorina und Heterodea. - Doch lassen sich diese Strukturen alle nicht mit denen von Anzia vergleichen. - Die Rindendefinition erfüllt das Spongiostratum insofern es anders strukturiert und gefärbt ist als das Mark, unterscheidet sich aber von allen übrigen Rindengeflechten durch seine auffallend lockere Struktur. Im Vergleich mit Pannoparmelia möchte ich das Spongiostratum bei Anzia als Markgebilde ansehen, da es in gleitendem Übergang aus dem Mark hervorgeht.

Bei Anzia leucobates (H. P. 7838) aus Venezuela sind das untere Thalluspolster und die Rhizinen mit bloßem Auge gut zu erkennen. Das filigranartige Maschenwerk des Spongiostratums wird allerdings erst bei Lupenvergrößerung sichtbar (Fig. 81).
Die Rhizinen sind bis zu einer gewissen Länge (ca. zu 2/3) vom Netzwerk der Schwammschicht umsponnen. Foto 3 zeigt eine Rhizine, die nur wenig aus dem Spongiostratum - wie aus einem polstrigen Nest - herausragt.
Die Rhizinen finden sich auf der Mittelachse und an den Verzweigungen der schmalen Lacinen. - Anzia leucobates gehört zu der Section Nervosae. - Löst man das leicht zu entfernende Spongiostratum, erkennt man, daß die Rhizinen alle dem kohleschwarzen zentralen Nerv entspringen. Ein kleines Stück des freipräparierten Nervs mit Rhizine bringt Fig. 80.

Das Spongiostratum ist ein sehr wirksamer Wasserspeicher. Bei einem Inhibitionsversuch wird das Wasser sehr schnell und sehr reichlich eingesogen. Außerdem ist dabei eine gute Verteilung der Feuchtigkeit und eine deutliche Volumenzunahme zu beobachten. Die Konsistenz ist dann weich und elastisch.
Das Netzwerk des Spongiostratums ist bei mikroskopischer Betrachtung äußerst regelmäßig ausgebildet (Fig. 79). Die gleichmäßigen Ringschlüsse scheinen durch einen Anastomose-Sperreffekt zustande zu kommen und sind ein Beispiel für Musterbildung im Hyphenbereich. Man beachte die durch wiederholte interkalare Zellteilung entstehenden zahlreichen kurzen Lumina. Die buckligen Vorwölbungen stellen beginnende Verzweigungen dar. - Der Übergang Mark-Spongiostratum ist auch bei dieser Anzia-Art gleitend.
Der Nerv besteht aus parallel zu seiner Längsrichtung verlaufenden, dichtgelagerten Hyphen mit schwarzer Pigmentierung. Die vom Nerv rechtwinklig abzweigenden Rhizinen sind ebenfalls aus dichten, gestreckten, dunkel pigmentierten Hyphen aufgebaut.

Die in Japan häufige Anzia japonica gehört zur Section Duplices. Mir standen aus dem Botanischen Museum Berlin zwei Variationen dieser Art zur Verfügung: A. jap. f. sublinearis und A. jap. f. typica, von denen ich die erstere gründlicher untersucht habe. Der aus schmalen, linearen Loben bestehende Thallus (von A. jap. f. sublinearis) ist durch bemerkenswert viele Rhizinenbrücken verfestigt. Die Rhizinenbrücken sind bei dieser

Flechte nicht kurz und gedrungen wie bei Anzia colpodes, sondern recht lang und dünn.
Schnittpräparate durch Thallus und Rhizine von A. jap. f. sublinearis geben folgendes Bild (Foto 4): Die Rhizine entspringt dem unteren, etwas festeren Teil des hellen Marks. Mehr basal (zum Thallusansatz hin) ist die Rhizine ein Stück lang vom Spongiostratum umgeben, das aus den Hyphen der Rhizine entspringt und mit dem übrigen Netzgeflecht verbunden ist. Das dunkelbraun pigmentierte, aus sehr englumigen ± Hyphen bestehende Netzwerk des Spongiostratums zeigt zum Mark hin eine - deutliche Übergangszone aus etwas weniger dicken Hyphen. In Fig. 82 sind zwei Maschen des Spongiostratums im Ausschnitt zu sehen. Rechts erkennt man die Zellaufteilung eines noch jungen Anatomoseringes mit einigen Verzweigungsansätzen und bei der angeschnittenen Hyphe das äußerst enge Zell-Lumen.

Die vom Kilimandscharo stammende Anzia afromontana (H. P. 9786) gehört zur Section Nervosae. Sie hat eine fast weiße Oberseite und ein sehr dickes kohleschwarzes Spongiostratum, das seitlich weit ausläd und von der Oberseite her als breiter schwarzer Rand zu sehen ist. Auch durch aufgebrochene Sorale sieht das schwarze Spongiostratum hindurch. Die Rhizinen sind z. T. recht kräftig und haften am Substrat. Sie werden auch hier, ähnlich wie bei der auch zu den Nervosae gehörenden A. leucobates, vom Spongiostratum nestartig umgeben. Spongiostratum und Rhizine sind, wie Schnitte zeigen, miteinander verwachsen.

Bei der ebenfalls zu den Nervosae gehörenden Anzia americana (H. P. 9899) aus Venezuela konnte ich zahlreiche Rhizinenbrücken zwischen übereinanderliegenden Loben beobachten - eine bei Anzien offenbar verbreitete Erscheinung.

III. CLADONIINEAE

Die in dieser Unterordnung vereinigten Familien haben Podetien oder Pseudopodetien, die den ± strauchigen Habitus dieser Flechten bedingen. Daneben ist ein ± vergänglicher krustiger bis blattförmiger Thallus horizontalis vorhanden, der ein primäres Entwicklungsstadium darstellt.
Die beiden artenreichen Gattungen Cladonia (300 Arten) und Stereocaulon (100 Arten) zeigen eine große Formenmannigfaltigkeit und auch verschiedenste Anhangsorgane. Bei Cladonia kommen Rhizopten, Rhizinenstränge und Hapteren vor. Bei Stereocaulon gibt es Rhizinenstränge und Haftscheiben. Die übrigen Gattungen bestehen aus wenigen Arten oder sogar nur aus einer Art.
Für die Familie Baeomycetaceae (Baeomyces und Icmadophila) werden in der Literatur keinerlei Anhangsorgane erwähnt. Bei E. FREY 1933 heißt es, sie seien ohne eigentliche Rhizinen mit den Hyphen der Markschicht an der Unterlage angewachsen. Die unterirdischen Haftorgane bei Siphula fallen unter die Definition "Rhizinenstränge".
In eigenen Untersuchungen über Anhangsorgane habe ich einige Beispiele von Cladonia und die sehr rare, merkwürdige Heterodea muelleri ausgewählt. - Zur Ergänzung sollen einige Beiträge aus der Literatur hier etwas ausführlicher behandelt werden.

a) Literatur:

REINKE 1895, S. 128, beschreibt für Stereocaulon: "An der Basis bilden die Podetien bei mehreren Arten besondere Haftorgane aus. Bei St. ramulosum ist es eine Haftscheibe, bei St. coralloides ein System wurzelartig verzweigter Rhizinen". Eine Abbildung dieser "Rhizinen" läßt ihre habituelle Übereinstimmung mit "Rhizinensträngen" erkennen (s. Abb. aus d. Lit. III/I).
Von Heterodea muelleri bringt REINKE einige Abbildungen, erwähnt aber keinerlei Anhangsorgane.

SERNANDER 1901 übernimmt den Terminus "Hapteren", der 1883 von L. WARMING für die Podostemonaceen [1] geprägt wurde, für spezielle Haftorgane bei Strauchflechten.
Hapterenanlagen befestigen sich schnell an einem Gegenstand, mit dem sie in Berührung kommen. In bestimmten Fällen wird die Hapterenbildung erst durch den Berührungsreiz induziert. - Diese Befestigungsorgane zeigen eine besondere Zug- und Beugefestigkeit. Ihre Hyphen sind in Längsrichtung der Organe gestreckt, oft miteinander verflochten und mit verdickten Wänden versehen. Die eigentliche Befestigungsregion ist meist noch durch eine scheibenförmige Verbreiterung oder ausgebreitete Einzelhyphen verstärkt. Die Strauchflechten sind in Tundren und Gebirgsgegenden besonderen mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt. SERNANDER hält die Befestigung diverser Strauchflechten durch Hapteren für sehr wirksam und biologisch wichtig, da dadurch jedes Flechtenindividuum an vielen Punkten in der umgebenden Vegetation befestigt wird und so in fester Lage auch rasenden Gebirgsstürmen widerstehen kann. Nur kleine Thallusstückchen können sich loslösen und mittels rascher Hapterenbildung an anderer Stelle wieder befestigen, so daß diese Organe auch in der Verbreitungsbiologie eine Rolle spielen. - SERNANDER unterscheidet 6 verschiedene Hapterentypen:
1. Cladonia-Typ: Der Thallus heftet sich an einem beliebigen Berührungspunkt an; es entsteht ein kurzer, zapfenförmiger Auswuchs, der mit dem berührten Gegenstand verklebt. - Dieser am wenigsten differenzierte Hapterentyp findet sich bei verschiedenen Cladonia-Arten, deren lockeres äußeres Podetien-Plectenchym leicht zur Anheftung neigt. Als Beispiele sind Cladonia gracilis v. cornuta, verticillata, turgida und Cladina silvatica genannt. Aber auch Cetraria islandica, cucullata und nivalis bilden an den konvexen Thallusseiten Hapteren vom Cladonia-Typ, die von der Rinde ausgehen. Und auch Siphula ceratides heftet sich in dieser Weise an Erdbrocken fest. - Befestigen sich die Hapteren an einem Sproß derselben Flechtenart, entstehen echte Zusammenwüchse oder Thallusanastomosen, bei denen in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium nicht nur die Corticalschicht, sondern auch Medullahyphen beteiligt sind.
2. Thamnolia-Typ: gilt nur für Thamnolia vermicularis. Auch hier erfolgt das Festheften an einem beliebigen Thalluspunkt auf Berührungsreiz hin. Am Befestigungspunkt wachsen die Rindenhyphen aus und schmiegen sich ganz nach den Außenkonturen des umfaßten Gegenstandes. Die größten Hapteren können auch von einem kurzen, zapfenförmigen Teil ausgehen,

---

[1] (Bei der wasserbewohnenden Dicotylen-Familie Podostemonaceae wird der Vegetationskörper von Wurzeln gebildet, die flach und z. T. thallusähnlich dem Substrat aufliegen und an ihrer Unterseite Haare und besondere Haftorgane ausbilden, mit denen sie sich am Gestein befestigen.

lösen sich aber schnell in einzelne Hyphen und Hyphenstränge auf, die mehrere Millimeter lang werden können.
3. Alectoria-Typ: Zweigspitzen heften sich an einem Gegenstand fest und wandeln sich in ± scheibenförmige Hapteren um. Dieser Hapterentyp tritt als zusätzliche Befestigung bei einigen Gattungen der Usneaceen (vorwiegend bei Alectoria) auf, die primär an einem einzigen Punkt, der Haftscheibe, angeheftet sind.
4. Cladina-Typ: Podetienspitzen wandeln sich - statt neue Zweigkomplexe, Pykniden oder Apothecien zu bilden - zu Befestigungsorganen um. Die auswachsenden Hyphen schmiegen sich ganz nach den Außenkonturen des Kontaktobjekts. Beispiele: Cladina rangiferina und Cl. silvatica.
5. Cetraria-Typ: Auswüchse, die normalerweise als Pyknidenträger fungieren, bilden sich zu Hapteren um. Die in der Literatur als "Cilien" bekannten Organe an den Thallusrändern von Cetraria islandica z. B. sieht SERNANDER als "fehlgeschlagene" Pyknidenanlagen an, die bei Berührung als ausgezeichnete Haftorgane fungieren und für die er den Namen "Hapteren" vorschlägt. Beispiele: Cetraria islandica, hiascens, cucullata, nivalis.
6. Physcia-ciliaris-Typ: Als höchstentwickelter Hapteren-Typ werden die Cilien von Physcia ciliaris (L.)DC. (heute: Anaptychia ciliaris (L.) Koerb.) angesehen, die sich oft an der Unterlage oder am eigenen Thallus befestigen.

Eigene Anmerkungen zur Hapteren-Arbeit von SERNANDER:
SERNANDER faßt den Begriff "Hapteren" verhältnismäßig weit und gebraucht ihn in seiner funktionellen Bedeutung für verschiedenste Anheftungsorgane bei Strauchflechten. Allgemein durchgesetzt hat sich der Terminus "Hapteren" inzwischen für die Cladonia- und Cladina-Typen, die erst durch Berührungsreiz induziert werden.
Die unter dem "Alectoria-Typ" beschriebenen Organe sollten besser "sekundäre Haftscheiben" genannt werden, da sie anatomisch den primären Haftscheiben entsprechen, auch wenn der Entwicklungsgang nicht identisch ist. - Unter "Cetraria-Hapteren" sind zwei verschiedene Dinge zusammengebracht worden, einmal "ganz pyknidenlose" Cilien und zum anderen papillenförmige Pykniden, die ± wohl auch einmal mit einem berührten Gegenstand verkleben mögen. - Die ± unabhängig von der Anheftung vorhandenen algenfreien Randorgane bei Cetrarien, Anaptychien und anderen Flechten sollte man als "Cilien" bezeichnen (vgl. Terminologie). Im Falle sie sich anheften, kann man von einer "Hapteren-Funktion" im Sinne von sekundären Haftorganen sprechen.

GRUMMANN 1941, der die SERNANDER-Arbeit erwähnt, gibt zum Hapterenbegriff folgende, "recht brauchbare" Interpretation (S. 39): "Unter Hapteren verstehen wir sekundäre Haftapparate, die nach Berührungsreiz durch Umbildung von Organteilen gebildet werden. Als solche Organteile kommen in Betracht: 1. Astspitzen bzw. Thallusränder: Spitzenhapteren; 2. ältere Oberflächenteile des Thallus oder von Podetien: Rindenhapteren; 3. Wimpern als Anhangsgebilde von Thallusrändern oder Apothecien: Wimpernhapteren".

GALLØE 1913 bringt zahlreiche Abbildungen von Cladonia-Arten, darunter sind Podetien-Hapteren und rhizinenstrangähnliche Anhangsorgane von Podetien bzw. Primärschuppen dargestellt. - Ergänzungen bei GALLØE 1954.

NIENBURG 1926 beschreibt das Haftorgan an Cladonia-Podetien als einen festen Markstrang, der sich bis 1 cm und mehr in die Erde versenken kann und sich dort wurzelartig verzweigt. "Das gleicht dann täuschend einer kleinen Pfahlwurzel".

ZAHLBRUCKNER 1926, S. 205, beschreibt die Anheftungsweise der Cladonien folgendermaßen: "einem ergossenen Vorlager aufliegend oder durch zahlreiche am Rande oder an die Unterseite der Lagerschuppen angeheftete Rhizinen oder durch eine kurze, verzweigte Achse an die Unterlage befestigt". - Wie ZAHLBR. an anderer Stelle angibt, sterben bei diversen Arten die Podetien vom Grunde her ab. Das trifft auch für die exotischen, gleichmäßig perforierten Cladia-Arten zu, (die inzwischen zu einer eigenen Gattung gestellt wurden).
Für Heterodea muelleri (unter Parmeliaceen) erwähnt ZAHLBR. die Befestigung mit "gebüschelten Rhizinen". Diese einzige Art der Gattung kommt auf dem Erdboden in Australien, Tasmanien und Neukaledonien vor.

ULLRICH 1954/55 schildert die Verankerung und Regeneration von durch den Wind verwehten Cladonia-Fragmenten. Diese heften sich mit Hapteren an rasigen höheren Pflanzen, in denen sie abgefangen wurden, fest. Die Bildung der Hapteren soll an den Thallusbruchstücken bereits in wenigen Wochen stattfinden und wird durch Berührungsreiz ausgelöst. Meist wachsen die Hapteren aus den Spitzen oder Bruchstellen eines liegenden Podetiums aus, "seltener werden auf der dem Substrat aufliegenden Podetienflanke Haftorgane gebildet". Die Verbreitung durch Thallusbruchstücke soll bei Cladonia häufig sein.

A. SCHADE 1957 beschreibt in seiner Arbeit "Anomale Erscheinungen an Zweigenden der Cladonia-Arten aus der U. Gatt. Cladina ..." zopfartige, z. T. dunkelbraun gefärbte, bis 1, 5 mm lange Markauswüchse an Podetienspitzen. - Diese bei allen Cladina-Arten weltweit verbreitete Erscheinung deutet SCHADE nicht als "naturnotwendige Befestigungsorgane" (Hapteren vom Cladina-Typ), sondern sieht sie als "krankhafte Erscheinungen" an, "denen irgendwelche Störungen zu Grunde liegen". SCHADE meint, daß diese "absonderlichen Mißbildungen" nicht im Bauplan der Cladonien liegen, weil sie zu unterschiedlich in Größe, Farbe, Form und Zahl seien; außerdem würden die nur selten an Nachbarteilen haftenden Auswüchse "keine nennenswerte Befestigung gewährleisten".
SCHADE deutet diese "Zöpfe" als eine durch Tierfraß ausgelöste Regenerationsreaktion der Flechte und hält speziell Milbenlarven, deren winzige Mundwerkzeuge den Größenverhältnissen der Podetienspitzchen entsprechen, für die Urheber dieser Bildungen.
Als eine andere Erscheinung, die wirklich dem festen Zusammenschluß der einzelnen Podetien dient, sieht SCHADE die Verwachsung von Nachbarpodetien an. Er meint, daß freiliegende oder auswachsende Hyphenenden des inneren Markes in das äußere Mark des Nachbarn eindringen und sich darin verankern. Bei gewaltsamer Trennung solcher Verwachsungsstellen können an den Spitzen mitgerissene Mark- und Algenreste eine Art "Schopf" bilden.

SCHADE 1957 b will in "Über Hapteren bei der Flechte Cladonia rangiformis Hoffm." die Angaben ULLRICHs 1955 über die Hapteren dieser Art ergänzen. SCHADE bezweifelt, ob die "Hapteren" wirklich nur nach Berührungsreiz entstehen und möchte auf alle Fälle die haarförmigen Auswüchse an den Zweig-

spitzen ("Zöpfe"), die nur selten festgeheftet sind, davon ausnehmen. Als Ursache dieser Zöpfe nimmt er, wie schon bei den Cladina-Arten, "Wundreiz" an; daß sie als Hapteren zu wirken imstande sind, hält er für wahrscheinlich.

JAHNS 1970: anhand von Studien über die Apothecienentwicklung bei verschiedenen Gattungen und der Klärung, ob Podetien oder Pseudopodetien vorhanden sind, wird eine moderne Systematik der Cladoniaceen vorgeschlagen, die im neuen System von POELT auch bereits berücksichtigt wurde. - Nur in einem Fall - für Heteromyces rubescens - werden "sekundäre Verwachsungen" beschrieben und abgebildet. Die nach unten offene Markschicht bildet "Bündel von Rhizoiden", die, wenn sie auf einen anderen Thalluslappen treffen, bis in dessen Mark vordringen und sich so befestigen.

Eigene Anmerkung: Diese Verwachsungen kann man nach meiner Definition zu den "Brückenbildungen" - in diesem Falle durch Rhizopten - rechnen.

A. MATHEY 1969 hat in einigen Habitus-Zeichnungen von Siphula-Arten auch deren merkwürdiges unterirdisches "Wurzelsystem" dargestellt (s. Abb. aus d. Lit. Nr. III/44 + III/50). Es heißt, die Thalli seien fest an das Substrat fixiert durch zahlreiche, mächtige, unterirdisch tief eindringende, algenfreie Rhizinen-Apparate, die reich verzweigt sind. Die Endverzweigungen haben eine Art Klammer (crampon), mit der sie die Erde umfassen. Die auf Sandstein wachsende Siphula verrucigera (J. F. Gmelin) R. Sant. umklammert den Fels mit einigen "robusten Rhizinen", die auch in kleine Risse leicht eindringen. Bei Siphula torulosa (Thunb. ex Ach.) Nyl. und S. decumbens Nyl. entstehen aus Rhizinenzweigen, die sich oft unterirdisch weit erstrecken, Adventivthalli.

Eigene Anmerkungen: Die Befestigungsorgane bei Siphula kann man als Rhizinenstränge in höchstentwickelter Form ansehen. Es besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von REINKE abgebildeten Stereocaulon coralloides.

---

b) Eigene Untersuchungen:

Von der zum Thema "Hapteren" mehrfach in der Literatur erwähnten Cladonia rangiformis habe ich eine Probe (H. P. 9382) angesehen und in zwei Abbildungen dargestellt (Fig. 83 + 84).
Der strauchige, aus dichten Podetienrasen gebildete Thallus zeigt einige sekundäre Thallusverschmelzungen und an den Podetienspitzen dunkelfarbene Auswüchse in Form von Haarbüscheln oder gestielten Pinseln, die häufig an benachbarten Thallusteilen befestigt sind, z. T. jedoch auch unangeheftet bleiben. Fig. 83 soll einen Eindruck von diesen Auswüchsen geben. Man erkennt sowohl einige zapfenförmige Thallusanastomosen - nach SERNANDER Hapteren vom Cladonia-Typ - als auch die dunklen Spitzenauswüchse - SERNANDERs Hapteren vom Cladina-Typ, bzw. SCHADEs "Zöpfe". Einige Podetienspitzen haben stiftförmige schwarze Pykniden und an anderen erkennt man erste haarige Auswüchse aus diesen Pykniden (s. im oberen Teil der Abbildung). Das stützt in diesem Fall SERNANDERs Annahme, daß es sich bei Hapteren vom Cladina-Typ teilweise um umgewandelte Pykniden handele. Fig. 84 ist ein vergrößerter Ausschnitt aus der oberen Abbildung, in dem

einige festgeheftete Hapteren zu sehen sind.
Die recht unregelmäßig ausgebildeten Hapteren zeigen eine regelrechte Zufallsverteilung, sind an einigen Stellen gehäufter, an anderen wieder gar nicht zu finden, was sicherlich auf eine durch Außenreize bedingte Induktion dieser Organe zurückzuführen ist. Es wäre denkbar, daß ganz verschiedene Reize - Berührung, Insektenfraß, Bruchstellen u. a. - Auswüchse von Hyphenbündeln auszulösen vermögen. Diese Gebilde gehören auf alle Fälle zur Reaktionsnorm der Pflanze und können in vielen Fällen als Befestigungsorgane fungieren; sie spielen so in der Biologie dieser Flechten eine Rolle. - Bei der Betrachtung von Organfunktionen sollte man generell anthropomorphe "Zweck"-Deutungen vermeiden (die höchstens als heuristisches Prinzip brauchbar sind). Die Hapteren werden nicht zum Zwecke der Befestigung gebildet, sondern heften sich, da sie sicher oft durch Berührungsreize induziert werden, leicht an dem berührten Objekt fest.

Cladonia coccifera (H. P. 933) soll hier als ein Beispiel für Rhizinenstränge bei Cladonien stehen. Die länglich becherförmigen Podetien dieser Flechte stecken mit ihrem gebräunten und meist langsam von unten her absterbenden Basalteil zwischen Moos und Erde. Bei einigen Podetien sind an der Basis noch Teile der Primärschuppen und im Boden steckende, an Wurzeln höherer Pflanzen erinnernde Verankerungsorgane vorhanden.
Fig. 85 gibt solche - von Erde weitgehend befreiten - Rhizinenstränge wieder. Ein beträchtlicher Teil des "Gewürzels" ging allerdings beim Freipräparieren verloren. Fig. 86 zeigt in einer Gesamtansicht der Flechte die Größenverhältnisse.
Die ökologisch bedingten, für Erd- und Spaltenflechten typischen Rhizinenstränge sind mehrmals unabhängig im Flechtensystem entstanden. Man vergleiche hierzu die von POELT & BAUMGÄRTNER 1963 für placodiale Flechten beschriebenen Rhizinenstränge (Abb. aus d. Lit. III/1, 11, 13).
Beachtenswert ist, daß die Rhizinenstränge bei Cladonia coccifera nicht von der Podetienbasis, sondern von den Primärschuppen ausgehen. Dies scheint bei Cladonia generell der Fall zu sein und wird auch in mehreren Abbildungen von GALLØE 1954 deutlich. Für Cladonia deformis (Plate 61), Cladonia crispata (Pl. 90), Cl. alpicola (Pl. 118) und andere bringt GALLØE Abbildungen von "primary squamules with rhizoidal strands". Diese Rhizinenstränge dienen offenbar ausschließlich der Verankerung. Eine Wasserleitung durch die "Wurzeln" findet auch bei stundenlangem Eintauchen in Wasser nicht statt (das Podetium bleibt trocken).

Cladonia foliacea (H. P. 5086) hat nur wenige Podetien, dafür aber kräftig entwickelte, algenhaltige Blattschuppen, die am Rande oft mit lang auswachsenden, verdrillten Hyphenbüscheln besetzt sind und sich mit diesen auch am sandigen Substrat befestigen, s. Fig. 89. Diese - locker verflochtenen randlichen Befestigungsorgane fallen unter die Definition "Rhizopten". Sie entspringen der morphologischen Unterseite der nur mit dem Mark abschließenden Thallusschuppen. Die Rhizopten stellen eine ziemlich feste Verbindung mit dem Untergrund her. In Fig. 89 sieht man im oberen Teil zwei in Erde eindringende und mit dem Substrat "verbackene" Rhizopten. Diese dunkelbraunen Anhangsorgane werden bei Substratkontakt ziemlich kräftig und erreichen eine Länge von 0, 5 mm und mehr. - Diese Rhizopten an den ausdauernden, verhältnismäßig großen Cladoniaschuppen erinnern an Hapte-

ren von Podetienspitzen (bei GALLØE 1913 werden sie auch als "Hapteren" bezeichnet, z. B. bei Cladonia foliacea und Cl. pyxidata). Sie weichen jedoch im Habitus völlig von den ebenfalls Primärschuppen entspringenden Rhizinensträngen ab, die man bei einigen Cladonien mit ausgeprägten Podetien findet. (Die besonders langen und festen Rhizinenstränge bilden eine durchgehende - gedachte - Achse zum Podetium, vgl. Fig. 86).

Die amerikanische Cladonia prostrata (H. P. 4541) ist ebenfalls ein Beispiel für Rhizopten. Diese auf weißem Küstensand wachsende podetienlose Flechte hat bis zu 3 cm große Primärschuppen, in der Wuchsform von typischen Blattflechten. - Dem weißen, kompakten Mark der Unterseite entspringen verstreute Faserbüschel, die manchmal auch zu ziemlich festen Bündeln zusammentreten können und dann Rhizinen ähneln (Fig. 87 + 88). Die + randständigen Haarbüschel (s. Fig. 88) sind in ihrer lockeren Zusammensetzung typische Rhizopten; man beachte dazu einige, aus nur wenigen Hyphen bestehende, junge Stadien. Die Rhizopten können bis 1, 5 mm lang werden und sind häufig mit Substrat verklebt. Sehr dünne, lang auswachsende Fasern können wie ein Mycel das Substrat durchziehen. Fig. 87 zeigt ein Thallusstück der gleichen Flechte mit weit stärker verdrillten, z. T. dunkel gefärbten Rhizopten, die man schon als Übergänge zu Rhizinen ansehen könnte. Wahrscheinlich ist der feste und geschlossene Bau dieser Rhizopten aber eine sekundäre Erscheinung. Beim Anheften an Substratpartikel - hier z. B. rechts im Bild an ein Holzstückchen und Sand - lösen sich die Enden der Anhangsorgane meist wieder in Einzelhyphen auf. Es sind größere Partien der Thallusunterseite ganz kahl, während andere Stellen dicht mit Rhizopten besetzt sind. Kontaktreize scheinen hier zur Rhizopten-Induktion beizutragen.

Von der raren Heterodea muelleri (H. P. 7598) lag mir sehr altes Herbarmaterial (leg. 1863) aus Neu Caledonien vor. H. muelleri gibt anatomisch einige Rätsel auf. Sie ist wahrscheinlich ein uraltes Relikt und läßt sich systematisch schwer einordnen. So stand sie früher ohne rechten Anschluß bei den Parmeliaceen. POELT stellt sie in seinem neuen System vorerst zu den Cladoniaceen und meint, daß sie sich eventuell an Cladia anschließen ließe.
Die niederliegende, nur in feuchtem Zustand sich etwas aufrichtende Blattflechte wirkt wie eine abgeplattete Strauchform und hat an den Enden der "Thalluszweige" randständige Apothecien[1]. Nach ihrer Morphologie und Anatomie ist H. muelleri eher mit Primärschuppen als mit einem niederliegenden Podetium zu vergleichen. Eine Homologisierung mit anderen Cladonia-Thalli macht in jedem Falle Schwierigkeiten.
Fig. 90 zeigt ein kleines Thallusstück von der Unterseite. Der Thallus schließt unten mit einer locker-filzigen, hellbraunen Markschicht ab, die ich "Pilema" nenne (s. Terminologie). Die Unterseite hat + regelmäßig verteilte, bis 0, 5 mm große, hellere "Pseudocyphellen" BITTER 1899 führt ähnliche "maschenförmige Durchbrechungen" an der Unterseite einiger Pel-

---

[1] (Die Endzweige, an denen die Apothecien sitzen, sind stielartig gebaut und auf der Unterseite zusammengerollt. Meist sind die eingerollten Kanten + zusammengewachsen, so daß das Mark wie bei einem Podetium innen liegt.

tigera-Arten, ebenso wie die "Gewebenetze" bei Cladia retipora auf beim interkalaren Wachstum entstehende Gewebespannungen und Zerreißungen zurück.
Vorwiegend am Rande, z. T. aber auch mehr zentral entspringen der Unterseite - lockere Faserbüschel, die man als Rhizopten ansehen kann. - Der größte Teil der Unterseite (nicht das abgebildete Stück) ist dick mit rotbraunem, torfigem Substrat verklebt, das fest an Rhizopten und auch am Pilema haftet, so daß die Anhangsgebilde bei flüchtiger Betrachtung leicht übersehen werden können. Die Rhizopten können eine Länge von 2, 5 oder 3 mm erreichen. Ein Thallusquerschnitt mit einer nur im Ansatz getroffenen Rhizopte ist in Fig. 91 zu sehen. (Vgl. zur Thallusanatomie die Beschreibung von ZAHLBRUCKNER 1926, S. 230/31). Die stark chondroide, prosoplectenchymatische Oberrinde hat lang gestreckte Lumina. Das aus sehr dicken Hyphen bestehende, erstaunlich lockere Mark ist zum Thallusabschluß kaum dichter verflochten, dort allerdings etwas dunkler pigmentiert. Die Hyphen sind äußerst englumig. In den Rhizopten sind die braun pigmentierten Hyphen fester verflochten als im Mark, so daß man sie auch als "Markrhizinen" ansprechen könnte. Bei einigen randständigen Rhizopten können die Hyphen sogar sehr fest miteinander verklebt sein. An anderen Stellen wieder sieht man Übergänge zu lockerstehenden Einzelhyphen.
Bei Flechten mit Rhizopten finden sich häufig alle Übergänge von Einzelhyphen über locker verdrillte Hyphenbüschel bis zu fester verflochtenen Bündeln. Der Rhizoptenbegriff läßt sich deshalb nicht ganz eng fassen und muß diese Übergänge einschließen.

IV. UMBILICARIACEAE und andere NABELFLECHTEN

Dieses Kapitel steht unter dem Thema "Nabelflechten". Davon soll die Gattung Umbilicaria mit ihren sehr häufig ausgebildeten rhizinenähnlichen Anhangsorganen (Rhizinomorphen) etwas eingehender behandelt werden. Einige Arten der pyrenocarpen Flechtengattung Dermatocarpon sollen den Umbilicarien als eindeutige Form-Analogien gegenübergestellt werden. - Zum weiteren Analogienvergleich folgt eine Aufzählung von nabelbesitzenden Arten der verschiedenen systematischen Gruppen.

1) UMBILICARIA

a) Literatur:

LINDAU 1899 gibt folgende Beschreibung zur Anatomie der unterseitigen Anhangsorgane bei Umbilicaria [1] ((S. 31/32): "Theils gehen parallele Hyphenzüge in diese Anhangsgebilde hinein (polyrrhiza), theils setzt sich das Paraplectenchym in sie fort (murina, spodochroa, vellea)".
LINDAU weist in seinen anatomischen Schilderungen der Gattung darauf hin, daß es bei vielen Arten zweifelhaft ist, was man als "Mark" bezeichnen soll, da hier kein lockeres Markgewebe vorhanden sei, daß sich scharf von einer dicht verflochtenen und verleimten unteren Rinde absetzt. LINDAU: "Soll

---

[1] (Die hier genannten Umbilicaria-Arten liefen damals unter dem Gattungsnamen Gyrophora. Erst FREY 1931 vereinigte sie in einer Gattung Umbilicaria.

man nun die ganze hyaline Schicht, die allmählich in die untere Rinde übergeht, als Mark bezeichnen oder bereits zur Rinde rechnen?" Als "untere Rinde", könnte man, wie er sagt, die nur wenig abgesetzte Zone mit allmählich kleiner werdenden Zell-Lumina ansprechen, deren äußere Grenze sich meist intensiv schwärzt. - LINDAU meint, daß erst umfassende Untersuchungen die Frage lösen könnten, was in diesem Falle Mark und was Rinde sei.
Die bei großthalligen Umbilicaria-Arten oft vorhandenen vertikalen Platten "aus festgefügtem Plectenchym" faßt LINDAU als "Stützbalken" auf. Deren Entstehung führt er auf Risse in der unteren Gewebezone zurück, die durch das Thalluswachstum in der Kreisform entstehen. Die dadurch isolierten Balken würden - je nach mechanischer Beanspruchung - an Dicke zunehmen.

E. FREY hat eine ganze Reihe von Arbeiten über Umbilicariaceen veröffentlicht.
FREY (1929 a + b, 1933) mißt den unterseitigen "Rhizinen" der Umbilicariaceen einige Bedeutung für die vegetative Vermehrung bei. So glaubt er, daß Thallusbruchstücke, die unterseits "Rhizinen" tragen, sich mit diesen leicht an der Unterlage befestigen und zu einem selbständigen Thallus werden könnten. Für Umbilicaria cinereorufescens (Schaer.) Frey [1] sieht er dies als sicher an. Kleine Thalli seien mit mehreren getrennten Rhizinen angeheftet, die sich später zu einem soliden Umbilicus verfestigen würden (1933, S. 225/226). - Für Umb. cinereorufescens und Umb. vellea schildert FREY eine "hypothallinische Knospung". Das sind kleine, algenhaltige Auswüchse ("Thallylen") an Rhizinen, die er auf eine Synthese von Rhizinenhyphen und freigewordenen Algen zurückführt. Die Rinde der Rhizine soll sich an der Unterseite des Thallylus fortsetzen; diese "Rhizinenknospen" wurden in einigen Abbildungen dargestellt (1929 a). - Ebenfalls der vegetativen Vermehrung dient nach FREYs Meinung eine "hypothallinische Ablösung" (1929 b + 1933, S. 227): Das sind abgerundete Pilzpartikelchen, die sich von der Unterseite und den "Rhizinen" vieler Umbilicaria-Arten lösen. FREY meint, daß diese "Zellkörner" vielleicht ebensogut keimfähig wären wie Sporen, und falls sich dies nachweisen ließe, als "Brutkörner" bezeichnet werden könnten.
Die "Rhizinen" von Umb. cylindrica und Umb. proboscidea hält FREY (1933) - ebenso wie LINDAU - für Randfransen, die vom Thallusrand überwachsen und auf die Unterseite gedrängt wurden; deshalb seien die Rhizinen hier am Grunde deutlich flach.
Zur Nabelform bemerkt FREY (1933, S. 218), daß sich der Umbilicus bei einigen Arten im Laufe der Entwicklung aufteilen kann, z. B. bei der Untergattung Gyrophoropsis und den Sectionen Velleae und Polymorphae. Es findet eine Spaltung in einzelne abgerundete Stipes oder flache Stützbalken statt; durch entstehende Spannungen mögen eventuell Zerreißungen und teilweise Polyphyllie verursacht werden.

FREY 1931 machte den Vorschlag, die Umbilicariaceen in einer einzigen Gattung Umbilicaria Hoffm. Nyl. zusammenzufassen. - Da alle Kriterien

---

[1] Diese Art wurde von FREY vor 1931 mit Gyrophora mammulata Ach. em. Frey bezeichnet, entsprach aber nicht der amerikanischen Umbilicaria mammulata.

für die frühere Unterteilung in die 3 Gattungen Umbilicaria, Gyrophoropsis und Gyrophora nicht durchgehend waren, sondern gleitende Übergänge und Variationen der Unterscheidungsmerkmale zeigten, hält FREY eine weitgefaßte Gattung für praktisch, weil sie häufige nomenklatorische Änderungen erspart (vgl. auch FREY 1949). - Die frühere Dreiteilung nach den Sporenformen wird dann in sinngemäßen Subgenera beibehalten.
Einteilung der Subgenera und Sectionen nach FREY 1931, S. 105:
I. Subgenus Lasallia (Endl.) Frey [1] (: ohne Rhizinen, Thallus mit Pusteln, (Asci mit 1-2 mauerförmig-vielzelligen Sporen).
II. Subgenus Gyrophoropsis (El. et Sav.) A. Zahlbr. em. Frey: Thallus unterseits mit fädigen oder warzig-klumpigen Rhizinen oder mit warzig areolierter Rinde. (Große 2- bis mehrzellige Sporen).
III. Subgenus Gyrophora (Ach.) Frey: Sporen hyalin, einzellig; sonst wie II.
a) Sect. Velleae Frey: Rhizinen fädig einfach oder verzweigt oder klumpig-warzig, mit körneliger Rinde. Zwischen den Rhizinen ist die Rinde sichtbar warzig-areoliert; fehlen die Rhizinen gänzlich, so ist die warzige Areolierung [2] (meist um so kräftiger und regelmäßiger.
b) Sect. Polymorphae Frey: Thallusunterseite glatt, Rhizinen ebenfalls glatt berindet, an der Basis aber riemenförmig, nicht rundlich, auch am Rande vorhanden oder oft ganz fehlend.
c) Sect. Glabrae Frey: Unterseite ohne Rhizinen, höchstens (bei U. erosa z. B.) mit Fasern am Rande der randlichen Balken.
d) Sect. Anthracinae Frey: ohne Rhizinen; glatte Unterseite.

Die von FREY selbst später wieder aufgegebene Section Rugiferae wird hier fortgelassen.

LLANO 1950 (Umbilicariaceen-Monographie): In einer kurzen Einführung in die Morphologie der Umbilicariaceen (S. 16-21) schildert er die unterseitigen Anhangsorgane als "haarartige" Auswüchse der unteren Rinde (Rhizinen) oder plattenartige und perforierte Rindengebilde (Lamellen oder Trabeculae). Wie er sagt, haben die "Rhizinen" der Umbilicarien - mit Ausnahme von "Actinogyra" pulvinaria und Umbilicaria caroliniana, welche an ihrer ganzen Unterseite am Substrat haften, - nicht die Funktion "as holdfast", sondern sind wahrscheinlich mehr wirksam im Zurückhalten von Wasser. Das rasche Aufquellen angefeuchteter Umbilicaria-Exemplare führt LLANO hauptsächlich auf eine Ausdehnung der Medulla zurück.

SCHADE 1955 diskutiert die Ergebnisse von FREY und LLANO (vor allem deren verschiedene Unterteilung der Familie) und ergänzt sie durch eigene Beobachtungen an verschiedenen Umbilicaria-Arten. Auch SCHADE ordnet die Arten vorerst einer Gattung Umbilicaria zu, meint aber, daß ihre einzelnen Gruppen nicht gleicher phylogenetischer Herkunft sein dürften.
Zum Thema Umbilicaria-Rhizinen gibt SCHADE folgendes zu bedenken (S. 228): "Noch immer ist nicht klar, wozu überhaupt viele Umbilicarien die Rhizinen besitzen. Als Haftorgane kommen sie doch kaum je wirklich in Frage,

---

[1] (Im System von POELT wird die aus 8 Arten bestehende Untergattung Lasallia als eingene Gattung geführt.

[2] (Areolen sind Felderungen des Thallus; lat. areola = kleiner freier Platz.

vermutet wird wohl daß sie bei der raschen Aufnahme und dem Festhalten des Regenwassers mitwirken, aber ausschlaggebend fürs Leben kann dies nicht sein, da so viele Arten ja gar keine Rhizinen besitzen. Von den etwa 109 Arten, die von LLANO (1950) und FREY (1936 u. 1949) behandelt werden, sind 34 (also immerhin rd. 31 %) ganz ohne Rhizinen, und unter den übrigen 75 gibt es verschiedene, wo sie nur spärlich auftreten. Vermutlich werden sie nur als Organisationsmerkmal zu werten sein, falls sie nicht bei den rhizinenlosen Arten durch besonderen anatomischen Bau ersetzt werden."

b) Eigene Untersuchungen:

Die rhizinenähnlichen, aber nicht der Anheftung dienenden Anhangsorgane von Nabelflechten sollen hier als "Rhizinomorphen" bezeichnet werden (vgl. Terminologie).
Die Mehrzahl der Umbilicaria-Arten besitzt derartige Rhizinomorphen, die bisher in der Literatur mit "Zotten" oder "Rhizinen" benannt wurden. Diese gaben hinsichtlich ihrer Funktion den Lichenologen einige Rätsel auf, was aus der literarischen Übersicht hervorgeht.
Die analogen Rhizinomorphen anderer Nabelflechten - bei Omphalodium und Dermatocarpon - sind im anatomischen Aufbau von denen bei Umbilicaria ganz verschieden.
Zuerst werden in Bild und Beschreibung die von mir untersuchten Umbilicaria-Arten dargestellt, wobei neben Rhizinomorphen teilweise auch Nabel und Trabekel Beachtung finden. Anschließend soll die mögliche Bedeutung dieser Anhangsorgane diskutiert werden. Die verschiedenen Arten gruppiere ich nach der systematischen Gliederung von E. FREY (1931 und 1936 b).

Umbilicaria vellea (H. P. 1039) ist in ihrer Morphologie typisch für die Section Velleae. Fig. 93 bringt einen Thallus-Ausschnitt an einer im Radius nur 1 cm messenden Stelle. (Im übrigen beträgt der Thallusradius 2-3 cm). Im wiedergegebenen Segment (vgl. die nebenstehende Übersicht) sind der kleine, aus mehreren festen Hyphenbündeln bestehende Nabel, anschließend ein System von - radialen, miteinander vernetzten Trabekeln und zum Rande hin längliche Rhizinomorphen und warzige Erhebungen zu sehen.
Die z. T. sehr dicht stehenden Warzen erweisen sich bei stärkerer Vergrößerung als aus lockeren "Krümeln" bestehende Klümpchen. Diese umgeben oft nestartig die Basis der fädigen Rhizinomorphen. - Es sind dies die von FREY als "Zellkörner" bezeichneten hypothallinischen Ablösungen. SCHADE nannte sie "Rußzellen" und LINDAU hielt sie für Detritus. Eine solche Rindenbeschaffenheit kann auch kurz "granulös" genannt werden (s. Terminologie).
Schnitte durch Thallus und Rhizinomorphen zeigen eine stark aufgelockerte untere Rindenschicht aus abgekugelten Hyphenzellen (Foto 8), die besonders an der Basis der Rhizinomorphen dicke, nur locker zusammenklebende Trauben bilden. Foto 8 gibt eine Rhizinomorphe wieder, deren Zellen sich zur Peripherie hin abrunden und dann zu dunkel pigmentierten, lockeren Kugel-Hyphenmassen zusammentreten. Diese Zellen enthalten lebendes Plasma und sind nicht als Detritus anzusehen. - Ich muß sagen, daß ich diese sich konidienartig abschnürenden, plasmareichen Zellen in ähnlicher Weise wie FREY gedeutet habe, noch ehe ich FREYs Ausführungen kannte: als mögliche Propagationsorgane des Flechtenpilzes, die mindestens so erfolgreich wie Sporen

oder Konidien sein müßten. Die Rhizinomorphe selbst erweist sich im Längsschnitt als sehr hyphenreiches Gebilde; ihr festes, plasmareiches Prosoplectenchym entspricht dem Plectenchym der unteren Thalluspartie. Der Habitus der Rhizinomorphen variiert bei Umb. vellea von länglich-spitz über dichotom geteilte Formen - s. Fig. 94 von der Probe H. P. 4643 - bis zu plethomorphen (d. h. klümpigen) Gebilden - s. Fig. 95 von der Probe H. P. 5254. Bei der letzten Probe bilden die Rhizinomorphen nur ein undifferenziertes "Gehöcker".

Eine interessante Probe ist Umbilicaria cf. vellea (H. P. 5479), bei der man die seltene Gelegenheit hat, erste Anfänge peltater Thalli zu beobachten. An einem Stück Gneisblock, an dem Jahe zuvor Thalli abgeschnitten wurden, sprossen am Rande des verbliebenen Hypothallus neue scheibenförmige Lager aus. Siehe dazu den Überblick in Fig. 98 und den Ausschnitt einiger Thallusknospen in Fig. 99. Der Hypothallus ist algenfrei, während die jungen Thalli, deren kleinste Knospen nur einen Durchmesser von 0,1 mm haben, eine Algenschicht enthalten. Foto 9 zeigt einen Längsschnitt durch eine Thallusknospe. Der untere mit dem Hypothallus verbundene Teil, der Ausgangspunkt der Entwicklung also, wird wahrscheinlich zum Nabel des späteren Thallus auswachsen. Etwas fortgeschrittene Entwicklungsstadien zeigen anatomisch schon weitgehend Übereinstimmung mit anderen mikroskopischen Präparaten von Umb. vellea.

Bei Umbilicaria polyrrhiza (H. P. 4131) ist die Unterseite dicht mit schwarzen Rhizinomorphen besetzt. Teilweise sind diese länglich-spitz und gegen den Thallus gebogen, z. T. sind sie miteinander verklebt, andere wieder stehen senkrecht vom Thallus ab und haben durch kurze Verästelung verbreiterte, fast kraus wirkende Enden. Die Thallusunterseite und Rhizinomorphen sind ziemlich gleichmäßig mit einer schwarzen, lockeren "Zellkorn"-Schicht bedeckt. Schnitte durch Thallus und Rhizinomorphen (Foto 10) lassen die Anhangsorgane als massive Thallusausstülpungen erkennen. Das von der Algenschicht bis zu der dunklen Zellkorn-Kruste reichende Prosoplectenchym setzt sich kontinuierlich in die Rhizinomorphen fort (vgl. zur Anatomie LINDAUs Erörterungen von der Schwierigkeit, hier Mark und Rinde zu differenzieren). - Die Rhizinomorphen tragen zu einer beachtlichen Vergrößerung des Plectenchymanteils und der wasserabsorbierenden Oberfläche bei. Foto 11 zeigt in einem stärker vergrößerten Ausschnitt den Hyphenverlauf in einer Rhizinomorphe. Die dunklen Zellkörner enthalten auch hier durchweg lebendes Plasma.

Umbilicaria calvescens (H. P. 7576) hat ebenfalls einen dichten Rhizinomorphenbesatz, der von verzweigten über grobe und verklebte Formen bis zu kaum differenzierten, plethomorphen Gebilden reicht. Auch hier gibt es wieder eine Zellkorn-Kruste.

Umbilicaria esculenta (H. P. 6083) hat auf der gesamten Unterseite einen dichten Filz aus mehrfach unregelmäßig verzweigten und granulösen Rhizinomorphen.
Die ebenfalls zur Section Velleae gehörende Umbilicaria murina (H. P. 7492) besitzt keine Rhizinomorphen, hat jedoch eine ausgeprägte "Elefantenhaut" (Areolierung).

Bei der rhizinomorphenlosen Umbilicaria muehlenbergii (H. P. 9108) ist die gesamte Unterseite des relativ großen Thallus mit einem dich-

ten, fein gelöcherten Lamellensystem bedeckt. Bei dieser Flechte finden sich keine adrigen Stränge, sondern eine gleichmäßig perforierte, abgeplattete Bekleidung der Unterseite, die vom Nabel bis zum Rand reicht.
Thalli der Probe H. P. 6085 zeigen ein noch stärker gegliedertes und sehr großmaschig werdendes, von der Unterseite locker abstehendes Lamellennetz. Bei älteren Exemplaren bleiben z. T. nur noch zerrissene, dünne Stränge stehen.
Thallus-Schnitte zeigen, daß die Lamellen aus der para- bis skleroplectenchymatischen unteren Rinde bestehen. Die Lamellen lösen sich an verdickten Rindenstellen streifenartig von einer verbleibenden Rindenschicht ab. Rinde und Lamellen bestehen aus plasmareichen Hyphen. Viele kleine, buckelartige Verdickungen lassen die untere Rinde areoliert erscheinen.

Die nordamerikanische Umbilicaria mammulata (H. P. 6084) ist in der Artenliste von FREY (1936 b) nicht enthalten. Nach dem Habitus ihrer Unterseite würde ich meinen, daß sie in die Velleae-Gruppe paßt. - Ein 13-15 cm großes "Musterexemplar" zeigt ein prächtiges Trabekelsystem im Umkreis des Nabels und zahlreiche, vorwiegend plethomorphe, verkrustete, z. T. aber auch längliche Rhizinomorphen und eine ausgeprägte Areolierung. In Fig. 92 sind der sekundär geteilte Nabel und einige Trabekel dieses Exemplars dargestellt.

Subgenus Gyrophora, Sect. Polymorphae:

Die Probe von Umbilicaria cylindrica (H. P. 6423) enthält mehrere alte Thallusstücke. - Die länglich-spitzen Rhizinomorphen stehen bei dieser Art auf der hellen Unterseite gruppenweise verstreut. Einige Rhizinomorphen sind bänderartig abgeplattet oder zeigen flache, verbreiterte Ansätze am Thallus. Allgemein aber sind die Rhizinomorphen (entgegen den Angaben zu dieser Section) stielrund. Z. T. sind sie mehrfach dichotom verzweigt und stehen oft in Büscheln zusammen. Zum Rande hin sind die Anhangsgebilde zahlreicher vertreten.
Ein in dieser Probe enthaltenes Exemplar weicht von den übrigen Thalli völlig ab: es ist stark aufgewölbt, zergliedert bis polyphyll und hat flache Randcilien. Diese Form entspricht der Beschreibung für die var. fimbriata (s. FREY 1933, S. 326). Die wie die Thallusoberseite gefärbten Randcilien wirken wie Auszipfelungen des Thallus, sind jedoch algenfrei. - Die auf der Unterseite vorhandenen Rhizinomorphengruppen entsprechen denen der vorher beschriebenen Thalli, sind also ganz anders geformt und zierlicher als die Randcilien und lassen sich nicht von diesen herleiten.

Eine Probe von Umbilicata cylindrica v. Delisei (H. P. ohne Nr.) aus Spitzbergen enthält Thalli, deren Unterseite sehr reich mit Rhizinomorphen besetzt ist, was für diese Varietät charakteristisch ist. Ein Thallusausschnitt nahe dem Nabel auf Foto 13 zeigt die meist in Wirbeln angeordneten, ± dichotomen, hellen Rhizinomorphen, die dem Thallus flach anliegen. Die am Thallusrand meist reichlich vorhandenen Rhizinomorphen können Randcilien vortäuschen, sind aber eindeutig Gebilde der Unterseite. Die Entwicklung dieser Anhangsorgane nimmt offenbar ihren Ausgang an ganz randnahen Partien und ist mit dem vorwiegend vom Rande fortschreitenden Wachstum der Umbilicarien gekoppelt.
Bei einem Benetzungsversuch an diesem Thallus perlt das Wasser nicht ab, sondern wird äußerst schnell von den Rhizinomorphen verteilt und absorbiert,

wobei diese sich senkrecht zum Thallus richten und aufquellen.

Eine interessante Probe von Umbilicaria cf. cylindrica (H. P. 7557) aus Venezuela enthält habituell von den europäischen Proben deutlich abweichende Lager. Auf einem Gesteinsstück finden sich zahlreiche junge und sehr junge Thalli, die einen Einblick in den Entwicklungsgang ermöglichen. Der auf Foto 12 wiedergegebene Thallus hat einen Durchmesser von ca. 4 mm. Die unterseits dicht stehenden, schwarzen, kräftigen und durchweg einfach-spitzen Rhizinomorphen schauen wie eine Fransenborte am Rande des Thallus hervor. Schon erste, nur Bruchteile von Millimetern messende Anfänge haben randliche Rhizinomorphen, die der Thallusgröße entsprechend winzig sind, man beachte den mit einem Pfeil angedeuteten, winzigen Thallus, der zwischen den Gesteinskristallen kaum bemerkt wird.

Bei einem Benetzungsversuch wird am Stein herablaufendes Wasser wirksam von den Rhizinomorphen festgehalten. Thallusränder und Anhangsorgane wölben sich bei der Durchfeuchtung hoch. In Sekundenschnelle wird das Wasser aufgenommen, und der Thallus, bes. aber die Rhizinomorphen, nehmen beachtlich an Volumen zu. Die Rhizinomorphen verlängern sich dabei fast um die Hälfte ihrer Trockenlänge und nehmen entsprechend an Dicke zu. In etwa 10 Minuten trocknet der Thallus wieder auf seine ursprüngliche Größe ein.

Umbilicaria proboscidea (H. P. 406) hat einen im ganzen spärlichen, zur Peripherie hin dichter werdenden Rhizinomorphenbesatz. Der Rand-Ausschnitt auf Foto 15 läßt die stielrunden (!), z. T. dichotomen Rhizinomorphen erkennen. - Die Probe H. P. 4997 dagegen ist fast rhizinomorphenfrei. Die ganz vereinzelt vorhandenen Anhangsorgane zeigen die gleiche differenzierte Form wie die vorige Probe.

Umbilicaria virginis (H. P. 410) hat eine dicht mit Rhizinomorphen übersäte, muschelrosa Unterseite. Der kräftige Nabel hat einige strangartig abstehende Stützen. Die Rhizinomorphen sind vorwiegend von einfach-spitzer, z. T. auch dichotom verzweigter oder bandartig abgeflachter Form. Sie bekleiden die Unterseite wie ein dichtes Fell und liegen dem Thallus in der Richtung vom Nabel zum Rand hin ± flach an.
Auf Schnitten durch Thallus und Rhizinomorphen erkennt man die bei dieser Flechte deutliche Differenzierung in lockeres Mark und feste Rinde, die auch beide am Aufbau der Rhizinomorphen beteiligt sind (darauf wies bereits FREY 1929 a hin). - Daraus möchte ich schließen, daß auch bei den plectenchymatisch weniger differenzierten Arten der Velleae-Gruppe Markanteile an den Rhizinomorphen beteiligt sind, da man die Rhizinomorphen der verschiedenen Umbilicaria-Arten als homolog ansehen kann.

Umbilicaria antarctica (H. P. 3087) ist bei FREY 1936 b noch nicht erwähnt. Nach der Morphologie ihrer Unterseite würde ich sie für zur Section Polymorphae gehörig halten. Umb. antarctica hat dicht stehende, glatt berindete Rhizinomorphen, die im Schnitt eine ähnliche Anatomie erkennen lassen wie Umb. virginis: sie bestehen aus lockerem Mark und einer schmalen festen Rinde. Die schwarzen, unverzweigten Rhizinomorphen sind terminal oft schneeweiß und hyalin; z. T. sind sie unregelmäßig verdickt, abgeflacht oder bilden wellige Bänder (Fig. 97). Die jüngsten Entwicklungsstadien direkt am Rand sind noch ± papillenförmig und hyalin. Bemerkenswert sind bei dieser Probe schwarze Rhizinomorphen-Büschel auf der cremehel-

len Oberseite (Fig. 96); es sind dies durch Rißstellen nach oben gewendete Anhangsorgane der Unterseite.

Subgenus Gyrophoropsis:

Bei Umbilicaria cinereorufescens (H. P. 3085) aus Chile gehen Trabekel und Rhizinomorphen oft ineinander über. Die Unterseite ist meist deutlich körnelig (granulös). An einigen Exemplaren ist ein dichter Besatz von ± abgeflachten, unregelmäßig geformten Rhizinomorphen vorhanden. Häufig sind breite, plattenartig von der Unterseite gelöste Trabekelsysteme ausgebildet, die in rhizinomorphenartige Strukturen übergehen.
Die Probe 6615 aus der Schweiz hat Thalli mit stark verklumpten und körnelig verkrusteten Rhizinomorphen. An einem Exemplar dieser Probe sind dünne, stielrunde Stränge von rhizinenartigem Aussehen mit dem Substrat verklebt. Diese bilden eine Verstärkung des Nabels und leiten sich wahrscheinlich auch nicht von Rhizinomorphen sondern von Nabel-Stipes (d. i. eine sekundäre Nabel-Aufteilung in abgerundete Stützbalken) ab. Die von FREY 1933 beobachtete "rhizinöse Anheftung" von Thallusbruchstücken ließe sich nur an sehr jungen Entwicklungsstadien und vielen Vergleichsproben direkt am Gestein überprüfen. Wahrscheinlich ist ein solcher Entwicklungsgang aber nicht die Regel.
Junge, kaum 1 cm große Thalli von einer Probe H. P. 8782 aus der Schweiz zeigten stielartige oder in viele Einzelstränge zerteilte Nabelbildungen. Diese lassen sich augenscheinlich nicht von Rhizinomorphen herleiten, sondern deuten eher auf eine vom Nabelpunkt ausgehende Entwicklung hin (vgl. dazu Umb. vellea Foto 9). Wie Schnitte zeigen, werden Thallus und Nabel von einem einheitlich festen Skleroplectenchym aufgebaut. Eine lockere Markdifferenzierung fehlt dem Thallus ganz.

Eine Probe von Umbilicaria caroliniana (H. P. 650054) enthält viele kleine Thallusbruchstücke, die von recht alten Thalli zu stammen scheinen. Ein Nabel ist selten und dann nur schwach ausgebildet. Dafür aber sind die nur vereinzelt und mehr zum Rande vorhandenen Rhizinomorphen am Substrat befestigt. Es sind kräftige Hyphenstränge, die an Substratteilchen (z. B. Fichtennadeln) einen scheibenförmigen Fuß ausbilden können (s. Foto 14). Diese sich anheftenden Anhangsorgane fallen bereits unter die Rhizinendefinition. Sie scheinen bei Umbilicarien eine höchst abgeleitete Erscheinung zu sein. - Die dunkle Thallusunterseite ist bei Umb. caroliniana körnelig-rauh.

Umbilicaria crustulosa (H. P. 5244 +6781) hat auf der weißlichen Unterseite zahlreiche helle, meist einfach-fädige, vereinzelt auch dichotom verzweigte Rhizinomorphen.

Bei Umbilicaria haplocarpa v. subhirsuta (H. P. 9114) ist die Unterseite dicht mit fädigen Rhizinomorphen bekleidet, die dem Thallus ± anliegen und stark versandet und z. T. miteinander verklebt sind.

Umbilicaria spodochroa (H. P. 710) hat einen dichten Filz aus schwarzen, fädig-spitzen Rhizinomorphen [1].

---

[1] A. HENSSEN 1970 erwähnt, daß diese Art am Thallusrand der omphalodiscen Apothecien "Zotten" entsprechend den Anhangsorganen der Unterseite ausbilden könne.

Es stellt sich die Frage, was ist bei den Umbilicaria-Gruppen mit Rhizinomorphen das Primäre: viele oder wenige Anhangsorgane? Oder ist sogar eine warzige Areolierung das Ursprüngliche?
Ich möchte annehmen, daß morphologisch hochdifferenzierte Organe wie Rhizinomorphen nicht als Reduktionserscheinungen auftreten, sondern daß die Entwicklungsrichtung nur so zu denken ist, daß diese Gebilde einst in Vielzahl ausgebildet und dann reduziert wurden, wobei es zu einem mengenmäßigen Rückgang und zu einer allmählichen Reduktion der Form kommt.

Danach wäre Umbilicaria virginis im Hinblick auf dieses Merkmal eine sehr ursprüngliche Form. In der Velleae-Gruppe ist Umb. polyrrhiza verhältnismäßig reich mit Rhizinomorphen ausgestattet. Im Ganzen zeigen die Velleae mehr als sekundär zu deutende Erscheinungen; dazu gehört die allmähliche Verklumpung der Rhizinomorphen, die häufig auftretenden Zellabschnürungen (körnelige oder granulöse Rindenstruktur) und die Trabekelbildung. - Übergänge von länglichen über verklumpte Rhizinomorphen bis hin zu warzigen Areolierungen halte ich für eine Reduktionsreihe. - Eine solche Reduktion kann man oft an einem einzigen Thallus (z. B. bei Umb. vellea) vom Rande zum Zentrum hin beobachten, so daß man den Eindruck hat, vom Nabel gehe ein hemmender Effekt auf die Bildung solcher Organe aus. Die Gyrophoropsis-Arten zeigen in der Morphologie ihrer Anhangsorgane manche Ähnlichkeit mit der Velleae-Section. Einige Arten neigen zur Verklumpung der Rhizinomorphen, zu Rindenareolierung und übermäßiger Trabekelbildung. Das sind alles Merkmale, die ich als abgeleitet ansehe. - Andere Arten von Gyrophoropsis mit zahlreichen fädigen, gut differenzierten Rhizinomorphen sind nach obiger Darlegung als ursprünglich zu deuten und zeigen diesbezüglich Ähnlichkeit mit der Section Polymorphae.
Die angehefteten Rhizinen von Umbilicaria caroliniana muß man im Zusammenhang mit dem Verlust der deutlich peltaten Form als abgeleitetes Merkmal ansehen. Die großen Thallusstücke sind nicht als Übergangsform von ungenabelten Blattflechten zu peltaten Thalli zu betrachten, sondern sicherlich umgekehrt.
Es ist schwer zu sagen, ob die Gyrophora-Sectionen Glabrae und Anthracinae sekundär rhizinomorphenfrei sind, oder ob sie parallele Entwicklungsreihen mit einer ursprünglich von Anhangsorganen freien Unterseite darstellen. Man findet bei diesen Sectionen keine Übergangsstadien.
Völlig rhizinomorphenfrei sind auch die inzwischen zu einer eigenen Gattung gestellten Lasallien, deren Thallus durch oberseitige Pusteln strukturiert ist. Man hat bei Lasallia den Eindruck einer primär rhizinomorphenlosen Entwicklungslinie.

Diskussion über die mögliche Funktion der Umbilicaria-Rhizinomorphen:
Rhizinomorphen, in die sich untere und mittlere Plectenchymanteile des Thallus fortsetzen, entsprechen in ihrem Durchmesser z. T. der Dicke des Thallusquerschnitts (s. Foto 10). Bei einer reichlichen Ausbildung stellen diese Organe eine beachtliche Plectenchymvergrößerung und eine Vergrößerung der benetzbaren Oberfläche dar. Dadurch können sie zu einer wirksamen Regulierung im Wasserhaushalt dieser Flechten beitragen (vgl. S. 63: Benetzungsversuch bei Umb. cf. cyl.). Die vorwiegend am Rande der Unterseite ausgebildeten Anhangsorgane fangen am Gestein herablaufendes Wasser sofort ab und tragen zu einer schnellen Verteilung und Absorption bei.
Eine granulöse Auflockerung der unteren Rinde erhöht noch die Benetzbar-

keit und Inhibitionsgeschwindigkeit. Dieser Löschpapier-Effekt ermöglicht es wohl, daß granulöse Areolierungen allmählich an die Stelle der Rhizinomorphen treten können.
Beim Durchfeuchten quillt der Umbilicaria-Thallus stark auf, trocknet jedoch auch recht schnell wieder ein. Diese mit Quellbewegungen und Volumenänderungen verbundenen Prozesse müssen bes. bei größeren Thalli zu Spannungen[1] führen, die durch die Thallusaussackungen in die Rhizinomorphen eventuell abgefangen werden.
Da, wie SCHADE feststellte, ca. 30 % der Umbilicarien ganz rhizinomorphenfrei sind, sollte man beachten, durch welche anderen Einrichtungen eventuell ähnliche Effekte bei diesen erzielt werden. Bei Thalli ohne Rhizinomorphen lassen sich folgende Erscheinungen[2] finden, die zu Spannungsausgleich und besserer Benetzbarkeit beitragen könnten: Polyphyllie (U. polyphylla, U. cinerascens)/ rasige Wuchsform (U. microphylla)/ Lamellen und Trabekel (U. muehlenbergii)/ Areolierung (U. murina)/ Zerreißungen und Perforierungen (U. torrefacta)/ Oberseitenstrukturen (U. arctica, U. laevis, U. krascheninnikovii)/ Isidien (U. deusta)/ Pusteln (Gattung Lasallia)/ stark gewellter und gefalteter Thallus/ Lacunen in der Medulla (bei diversen Arten).
Ein Beitrag zur vegetativen Vermehrung - durch Bruchstücke und hypothallinische Ablösung - dürfte keine primäre, sondern eine sekundäre Funktion von Rhizinomorphen sein (ist allerdings noch nicht eindeutig erwiesen).

2) DERMATOCARPON

Peltate Dermatocarpon-Arten ähneln manchmal verblüffend den Umbilicarien. Die Konvergenz der Wuchsform bedeutet jedoch keine Verwandtschaft. Die pyrenocarpen Dermatocarpon-Arten und die discocarpen Umbilicarien sind Beispiel für ein sicheres Analogenpaar.

a) Literatur:

ZSCHACKE 1934 teilt die Gattung Dermatocarpon in 4 Abteilungen. Die ersten beiden - Catopyrenium und Endopyrenium - enthalten nabellose Arten, deren schuppen- bis blattförmige Thalli mit einem unterseitigen "Geflecht von Wurzelfäden" (= "Rhizohyphenfilz") oder einem Vorlager befestigt sind. In der 3. Abteilung Entosthelia sind peltate Formen ohne "Wurzelhaare" zusammengefaßt (insgesamt 11 Arten, darunter Dermatocarpon miniatum und D. rivulorum). Für die genabelten Dermatocarpon-Arten mit "Wurzelhaaren" (diese entsprechen meiner Rhizinomorphen-Definition) bildet ZSCHACKE eine eigene Abteilung "Polyrhizion", zu der 3 Arten gehören:
Dermatocarpon moulinsii: Unterseite "mit 0,2-0,3 mm langen, am unteren Ende meist etwas knopfig verdickten, starren, wimperartigen, bräunlichen Wurzelfäden dicht besetzt".
Dermatocarpon vellereum: unterseits dicht mit schwarzen, starren, korallisch verzweigten, etwa 1-1,2 mm langen Wurzelhaaren bedeckt.

---

[1] (Andere Blattflechten zeigen meist eine + starke Zergliederung in Lappen und Lacinien, durch die Quellspannungen ausgeglichen werden können. - Nach meiner Beobachtung kommt es bei Rinden-Rhizinen, z.B. bei denen von Parmelia-Arten durch Wasserbenetzung zu keiner so merklichen Volumenzunahme wie bei den Rhizinomorphen der Umbilicarien.

[2] (Einige dieser Strukturen haben sicher auch mechanische Funktionen.

Dermatocarpon miniatum var. papillosum f. biennense (auch als eigene Art Derm. biennense Zsch. geführt): hat 0,15 mm lange, wurzelhaarähnliche, dicht mit Warzen besetzte Auswüchse auf der Unterseite.

b) Eigene Untersuchungen:

Dermatocarpon miniatum (H. P. 806) hat $\pm$ rosettig stehende Thalluslappen, denen auf der Unterseite eine zentrale Gruppe von mehreren Haftstellen entspricht. Fig. 100 gibt einen 2,5 cm messenden Thallus der Probe H. P. 1416 von der Unterseite wieder. Der Nabel N ist kein geschlossener Strunk, sondern besteht aus mehreren Anheftungspunkten, die hier im Anriß zu sehen sind. An den drei mit A gekennzeichneten Stellen haben sich höckerartige Auswüchse gebildet, die ich für Adventiv-Näbel halte. Sekundäre Nabelbildungen werden wahrscheinlich auf Kontaktreize hin angelegt und sind nicht, wie der primäre Nabel, Ausgangspunkt der Thallusentwicklung.
Dermatocarpon miniatum v. cirsodes (H. P. 8930) hat einen geschlossenen, zentralen Nabel.

Bei Dermatocarpon intestiniforme (H. P. 870) - mit einem stark gefalteten Thallus - sind viele nabelartige Anheftungsstellen über die Unterseite verstreut.

Ein Exemplar von Dermatocarpon leptophyllum (H. P. 3395) hat eine schmal-ovale Thallusform mit zwei weit auseinanderstehenden, voneinander unabhängigen Näbeln.

Dermatocarpon rivulorum (H. P. 6991) hat einen zentralen Nabel und einen stark gefalteten Thallus mit auffälligen adrigen Strukturen auf der Unterseite.

Dermatocarpon moulinsii (H. P. 7596) gehört zu den drei rhizinomorphentragenden Arten dieser Gattung. Die dicht stehenden, mit Sand verklebten, bei dieser Probe plethomorphen Anhangsorgane geben der Unterseite ein krustiges Aussehen. Fig. 101 zeigt einige dieser klumpigen Rhizinomorphen.
Probe H. P. 1417 hat unverklebte, plethomorphe bis fädig-spitze Rhizinomorphen (Fig. 102), die einen dichten Besatz auf der Unterseite bilden. - Die Anheftung erfolgt, wie auch bei der anderen Probe, ausschließlich durch den zentralen Nabel, nie durch die Rhizinomorphen.
Fig. 103 gibt einen Schnitt durch den Thallus und eine fädige Rhizinomorphe wieder. Die Anhangsorgane sind durchweg aus dem Paraplectenchym der unteren Rinde aufgebaut, das in der Literatur zu dieser Gattung als "zellnetzartig" bezeichnet wird.

Dermatocarpon vellereum (H. P. 7077) hat ebenfalls einen zentralen Nabel und einen dichten, verkrusteten Rhizinomorphenbesatz, der frei von der Unterlage ist.

Ob die Rhizinomorphen von Dermatocarpon in der Funktion denen von Umbilicaria entsprechen, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Anatomisch sind die Zellnetz"-Rindengebilde von Dermatocarpon von ganz anderer Beschaffenheit als Umbilicaria-Rhizinomorphen. Gemeinsam ist ihnen, daß sie bei peltaten Flechten z. T. in reicher Zahl auftreten und nicht der Anheftung dienen. Bei Dermatocarpon könnten die Rhizinomorphen, die häufig eine dichte, mit

Sand verkrustete Schicht bilden, zur Festigung des Thallus beitragen. Eventuell haben sie auch auf die Benetzbarkeit einen günstigen Einfluß.

Die genabelte Wuchsform stellt im Flechtenreich eine interessante Gestaltskonvergenz dar, die unabhängig in verschiedensten Verwandtschaftskreisen ausgebildet wurde. Dermatocarpon, Omphalodium, Umbilicaria, Lasallia und Dermatiscum bilden meist ausgesprochen große Thalli, die mehrere Zentimeter Durchmesser erreichen können, ja Umbilicarien können bis 20 cm und mehr messen. Bei den drei erstgenannten Gattungen finden sich auch analoge Rhizinomorphen, deren Bildung nicht zuletzt im Zusammenhang mit der Thallusgröße gesehen werden muß. Die peltaten Thalli aus anderen Flechtenfamilien sind allgemein deutlich kleiner (bis auf einige Ausnahmen), z. T. sind sie sogar winzig (millimetergroß).

3) Im folgenden soll ein Überblick über die Verteilung der peltaten Arten im Flechtensystem gegeben werden:

Verrucariales/ Verrucariaceae: Dermatocarpon:
Die Gattung Dermatocarpon (mit insgesamt ca. 80 Arten) hat 14 peltate Arten, die zu den Sectionen Entosthelia und Polyrhizion gehören (s. oben). Die Thalli können ein bis mehrere Zentimeter breit sein. Drei (oder 4?) Arten haben Rhizinomorphenbesatz (Fig. 101-103 und Abb. aus d. Lit. IV A).

Lecanorales
Lichinaceae (Blaualgenflechten) - die meisten Gattungen dieser Familie sind unzureichend bearbeitet.

Anema: Die 7 (?) Arten dieser Gattung sind mit zentralem Nabel an Kalkgestein befestigt. Die ± winzigen (1-8 mm breiten) Thalli sind einblättrig, z. T. ± rosettig oder gelappt oder knollig verdickt (pulvinat). Beispiel: Anema decipiens.
In Fig. 104 ist ein Thallus von Anema decipiens (H. P. 5714) wiedergegeben. Die Thalli bilden am Gestein fleckenhafte, ± zusammenhängende Gruppen. Fig. 105 zeigt einen Längsschnitt durch den Nabel mit einem Teil des Thallusblattes. Die Pilzhyphen bilden ein durchweg dichtes Paraplectenchym, in dem die Algen ± homöomer verteilt sind. Der Nabel besteht aus sehr plasmareichen, durch Cotton-Blue intensiv gefärbten Hyphenketten mit abgerundeten Zellen. An einigen Stellen sind im Nabel Algengruppen enthalten. In anderen Schnitten sieht es so aus, als würden vom Nabel Sprossungen ausgehen.

Lempholemma (30 Arten): Bei dieser Gattung mit homöomerischen, unberindeten Flechten scheint eine peltate Form nur vereinzelt und in ± deutlicher Ausprägung vorzukommen. ZAHLBRUCKNER (1926) erwähnt für L. botryosum (Massal.) Zahlbr. einen faserigen Nabel. Bei POELT (1969) wird das etwa 1 cm breite Lager von L. elveloideum (Ach.) Zahlbr. als "trichterig genabelt" beschrieben.

Phylliscidium: mit einer Art P. monophyllum (Krempelh.) Forss. aus Brasilien. Wie ZAHLBRUCKNER (1926) angibt, ist das einblättrige Lager, dessen Hyphen ein dichtes Paraplectenchym bilden, mit einem zentralen Nabel am Gestein befestigt.

Phylliscum: Für diese Gattung wurden inzwischen 6 Arten beschrieben, die alle peltat sind (d. h. sie sind zentral festgewachsen und haben freie

Ränder). Wie A. HENSSEN (1963 b) meint, seien die genabelten Gattungen Anema und Paulia (1 Art) später mit Phylliscum zu vereinen, da sie habituell und anatomisch übereinstimmten. - Der Scheibendurchmesser der einzelnen Phylliscum-Arten ist unterschiedlich und reicht von 1-20 mm.

Thyrea (20 Arten): Die Lager dieser Gattung sind schildförmig und klein (wenige Millimeter) oder relativ groß und tief gelappt (Th. girardi z. B. ist bis 2 cm breit). Sie sind "mit einem mittelständigen Nabel oder nabelartigen Fuße an die Unterlage befestigt" (ZAHLBRUCKNER 1926, S. 158).

Eine Probe von Thyrea pulvinata (H. P. 8612) zeigt Thallusrosetten aus vielen kleinen krausen Loben mit einem zentralen Nabel oder mit mehreren bis vielen Anheftungspunkten am unteren Teil der aufgerichteten Loben. Auch Thyrea nigritella (H. P. 9125) bildet krause, schwarze Rosetten mit einem bis mehreren Näbeln.
Wie mir POELT mitteilte, gibt es auch bei vielen anderen Arten der Familie + deutliche Näbel.

Heppiaceae: Peltula (18 ? Arten): Die monophyllen, in einigen Fällen auch polyphyllen, genabelten Thalli dieser Gattung sind nur wenige Millimeter (bei P. euploca wohl auch bis 15 mm) breit. Wie WETMORE 1970 berichtet, kann sich der Nabel vom Anheftungspunkt her verzweigen; außerdem ist er zu einer gewissen Thallusregeneration fähig, wenn der Hauptthallus abgebrochen ist. - Bei dieser Gattung soll auch die Anheftung durch zahlreiche "rhizoids" vorkommen.
Die eng verwandte Gattung Heppia, von der Peltula früher eine Section war, hat schuppige, mit der ganzen Unterseite angeheftete Thalli. Die Anheftung soll hier durch zahlreiche längere, septierte Einzelhyphen erfolgen (s. WETMORE 1970 und REINKE 1895). In den Abb. aus d. Lit. IV D ist Peltula euploca Ach. (syn. Heppia guepini (Del.) Nyl.) dargestellt.

Peltularia: Die umbilicate Peltularia gyrophoroides (Räs.) R. Sant. (syn. Coccocarpia gyrophoroides Räs.) wurde von R. SANTESSON 1944 als neue Gattung eingeführt. - Auf Grund der generativen und morphologischen Fakten meint SANTESSON (S. 2): "we find that this lichen must be a member of either the family Pannariaceae or Heppiaceae in ZAHLBRUCKNER's system of the lichens". Er entscheidet sich für die Heppiaceen, da eine gewisse anatomische Ähnlichkeit mit Peltula besteht. - Von den Pannariaceen, deren Unterseite unberindet ist, oder aus wagerecht verlaufenden Hyphen gebildet wird, weicht Peltularia durch ihre dicke, paraplectenchymatische Unterrinde ab. (Pykniden, die zu einer Klärung der systematischen Stellung hätten beitragen können, wurden nicht gefunden).

Peltigeraceae: Hydrothyria: Diese Gattung bestand bisher aus einer Art[1] (H. venosa, einer merkwürdigen, echten Wasserflechte aus nordamerikanischen Gebirgsbächen. Der 4-6 cm breite Thallus besteht aus mehreren Lappen, die unterseits ein plastisches Venensystem haben. Zentral vereinigen sich die Venen zu einem nabelartigen Gebilde, mit dem die Flechte am Gestein befestigt ist. In Fig. 123 ist ein Thallus von Hydrothyria venosa (H. P. 7977) von der Unterseite zu sehen. (Einge lange

---

[1] (Wie mir POELT mitteilte, gehört neuerdings nach HENSSEN auch Hydrothyria trinitatis (früher Heppia) dazu.

Thallusblätter, die der Flechte mehr eine schmal-gestreckte als runde Form geben, wurden nicht eingezeichnet). Die Anatomie dieser Flechte (s. Fig. 124) wird im Zusammenhang mit den Peltigerineae behandelt.

Lecanoraceae: L e c a n o r a: Bei der äußerst artenreichen Gattung Lecanora (400 Arten) gibt es Übergänge zu den verschiedensten Lagerformen, darunter ist auch die umbilicate Form entwickelt worden (vgl. POELT 1958). POELT führt u.a. 3 Sectionen von genabelten Lecanora-Arten auf, wobei nur die holarktischen Arten erfaßt sind (S. 513-523):
Sect. Arctopeltis (L. thulensis Th. Fr.: pulvinat-peltat, 1-2 cm breit).
Sect. Pachnopeltis (L. marginalis Hasse: mit 0,7-1,5 cm breitem Schild).
Sect. Omphalodina (L. rubina (Vill.) Ach., L. melanophthalma (Ram.)Ram. L. glaucophana Nyl., L. peltata (Ram.) Steudel: die Thalli können einen Durchmesser von mehreren Zentimetern erreichen. Zwei Arten dieser Section - L. haydenii Tuck. und L. boranowii (Tomin) Poelt - sind als Wanderflechten ganz frei von der Unterlage und ± stark eingerollt).

Aspiciliaceae: A s p i c i l i a (100 Arten): Für diese artenreiche Gattung wurde bisher eine genabelte Art von BLUM 1969 beschrieben: Aspicilia oxneriana Blum. Ein monophyller, ± tellerförmiger Thallus von 1-6 cm Durchmesser ist mit einem zentralen Nabel am Substrat befestigt. Der bei BLUM auf einem Foto dargestellte Thallus erinnert habituell sehr an Umbilicarien.

Parmeliaceae: O m p h a l o d i u m: Diese Parmeliaceen-Gattung besteht aus zentral genabelten, ziemlich großblättrigen Flechten von mehreren Zentimetern Durchmesser. Einige haben unterseits Rhizinomorphen oder regelmäßige Thallusstrukturierungen (s. Kap. C,I,2 und die Figuren 33-36 und Abb. aus d. Lit. IV C).

Umbilicariaceae (vgl. den Anfang dieses Kapitels):
L a s a l l i a: alle 8 Arten dieser Gattung sind genabelt.
U m b i l i c a r i a (ca. 100 ? Arten): die meist großblättrigen Thalli dieser Gattung sind alle genabelt. Bei knapp 2/3 der Arten kommen Rhizinomorphen vor (s. Fig. 92-97 und Abb. aus d. Lit. IV B).

Acarosporaceae: Bei A c a r o s p o r a ist die Tendenz zur Nabelbildung weit verbreitet.
G l y p h o l e c i a: Für diese Gattung mit nur einer ± polymorphen Art G. scabra (Pers.) Müll.-Arg. wird ein in der Mitte breit genabeltes Lager von 1-2 cm Ø beschrieben. MAGNUSSON 1936 meint, daß es betreffs der Nabelbildung eine Annäherung zur Gattung Acarospora gäbe (S. 276): "mehrere Acarospora-Arten sind genabelt und haben freie Ränder, wie auch Formen von Glypholecia scabra z.B. candidissima recht krustenähnlich werden können."

Candelariaceae;[1] P l a c o m a r o n e a: RÄSÄNEN 1944 beschrieb aus Argentinien eine neue Gattung und Art aus dem Verwandtschaftskreis der Candelariaceen: Placomaronea candelarioides Räs., deren 1-1,7 cm breiter Thallus zentral genabelt ist.

---

[1] Von der als genabelt beschriebenen, nie wieder gefundenen, Candelaria couderci Harm. war, wie mir POELT mitteilte, der Typus nicht auffindbar.

Teloschistaceae: Xanthopeltis: X. rupicola, eine kleine, gelbe, peltate Flechte aus Chile, wurde von R. SANTESSON 1949 als neue Gattung und Art beschrieben. Der 0,5-1 cm, z.T. auch nur mm, breite Thallus ist monophyll und ± rund. Die Oberfläche kann mitunter papillös sein. Auf der Unterseite gehen vom zentralen Nabel radiale Grate aus, die meist nur bis zum halben Thallusradius reichen. - Anatomie: der Thallus ist beiderseits mehrschichtig paraplectenchymatisch berindet. Die obere Rinde ist nicht deutlich von der Algenschicht abgegrenzt. Die untere Rinde besteht aus palisadenartigen Zellreihen. Dazwischen findet sich eine Medulla aus lose verwebten, pachydermen Hyphen. (Abb. aus d. Lit. IV E).

Dermatiscaceae: Dermatiscum: Für diese Gattung ist nur eine Art sicher bekannt: Dermatiscum thunbergii (Ach.) Nyl. von steilen Sandfelsen aus Südafrika. Diese Gattung wurde früher bei den Umbilicariaceen geführt. POELT erhob sie zu einer eigenen Familie, die er in die Nähe der Physciaceen setzt.
Eine Probe von Dermatiscum thunbergii (H. P. 3688) mit der typisch grünlich-gelben Oberseite ist unterseits schwarz und sehr ausgeprägt höckerig areoliert. Der Durchmesser dieses Exemplars beträgt ca. 4 cm, der des zentralen Nabels etwa 0,5 cm. Vom Nabel laufen einige nur schwach angedeutete Trabekel aus.

Für folgende Flechten wird in der Literatur die Anheftung mit einem Nabel erwähnt; die genauere Beschreibung läßt allerdings auf in der Mitte konzentrierte Rhizohyphen deuten: Lecidea lobatiplicata (s. POELT 1969), Collema callopismum und Collema confertum (s. DEGELIUS 1954). Offenbar zeigen diese - meist an Stein haftenden - Arten einen Übergang zur peltaten Form, ohne daß ein kompakter Nabel ausgebildet wird.

V. BUELLIINEAE

In dieser Gruppe werden von POELT die Candelariaceen, Teloschistaceen, Physciaceen und Dermatiscaceen zusammengefaßt.
Von krustigem bis strauchigem Lager sind hier alle Organisationsstufen erreicht. Es kommen Rhizinenstränge, Rhizohyphenfilz, Hafter, Rhizinen, Cilien, Haare, Nabel und Haftscheiben vor.
Auf die peltaten Gattungen (Placomeronea, Xanthopeltis und Dermatiscum) bin ich bereits im vorigen Kapitel eingegangen. Rhizohyphenfilz bei Fulgensia und Rhizinenstränge bei einer Protoblastenia und mehreren Buellia-Arten sind bei POELT/BAUMGÄRTNER 1963 erwähnt, s. Abb. aus d. Lit. III, 1.
Es sollen denn in diesem Kapitel an einigen ausgewählten Arten der Buelliineae Rhizinen, Cilien und Haare vorgeführt werden.

a) Literatur:

KUROKAWA 1962 sagt, daß alle Anaptychia-Arten folios und dorsiventral seien und Rhizinen hätten. Dabei rechnet er die bei den meisten Arten allein ausgebildeten marginalen Cilien zu den Rhizinen; weil sie, wie er meint, den gleichen Ursprung wie typische Rhizinen hätten, seien sie als Rhizinen-Variationen zu betrachten. Bei Arten ohne untere Rinde erscheinen sie marginal, bei denen mit unterer Rinde finden sie sich auf der Unterseite.

Da die "Rhizinen" (= Cilien) von Anaptychia nach Arten ziemlich variabel in Verzweigung, Länge und Farbe sind, schlägt KUROKAWA vor, sie zur Artunterscheidung heranzuziehen, bes. in der Kombination mit anderen Merkmalen. - Behaarte (tomentose) Lappen seien bei Anaptychia selten und kommen, soweit bekannt, nur bei A. ciliaris und A. kaspica vor.

FREY 1963 erwähnt für die Gattung Physcia neben den Rhizinen der Unterseite für einige Arten auch Randcilien, z. B. bei der Serie Tenella (Ph. leptalea, Ph. tenella, Ph. adscendens). Unterseitige Rhizinen sind bei dieser Serie nicht oder nur spärlich vorhanden. Die Cilien sind meist länger als die Lobenbreite, z. B. bei Ph. leptalea 2-3 (-5) mm lang. - Die bei anderen Physcia-Arten, z. B. bei Ph. magnussonii seitlich hervorschauenden Rhizinen dürfen nicht mit randständigen Cilien verwechselt werden.
Für einige Arten der Subsection Obscura sind oberseitige, ± hyaline, starre "Härchen" oder "Borsten" bekannt, z. B. bei Ph. hirsuta und Ph. nadvornikii. FREY gibt auf S. 484 eine Abbildung von der Anatomie dieser Haare von Ph. hirsuta: sie bestehen aus mehreren eng verbundenen Hyphen und haben eine Länge von ca. 0,1 mm. FREY (S. 483): "Die hyalinen Borsten entstehen durch Vereinigung von verlängerten Rindenzellen, wobei oft an der Basis diese verlängerten Zellen anfänglich nicht immer dicht aneinanderschließen".

Eigene Anmerkungen: Nach meiner Definition gehören diese "mehrhyphigen Haare" bereits zu den "Cilien". Da es sich um äußerst brüchige, hyaline Gebilde handelt, sollte man diese sippenkonstanten Anhangsorgane "Glascilien" nennen.

Auf einigen Abbildungen, z. B. von Ph. ticinensis und Ph. hirsuta, gibt FREY ciliate Apothecien wieder, die bei der Obscura-Gruppe häufig zu sein scheinen.
Ein Rhizinenlängsschnitt von Ph. vitii (FREY S. 450) ist insofern merkwürdig, als sich sowohl langhyphige Markfasern wie paraplectenchymatische Rinde in die Rhizine fortsetzen.

POELT 1965 schlug eine Neuordnung der Physciaceen vor, die den verwandtschaftlichen Tatsachen gerechter wird. Bis dahin war es üblich, diese Familie in 3 Genera "Physcia, Pyxine, Anaptychia" zu teilen. Nachfolgend sei die von POELT vorgeschlagene Gliederung in Gattungen mit einigen Hinweisen auf Anhangsorgane wiedergegeben:
Physciopsis: Kleine, dem Substrat dicht anliegende Arten, ohne deutliche (verlängerte) Rhizinen, oft nur mit knopfigen Vorwölbungen der Unterrinde angeheftet.
Tornabenia: Lager radiär-strauchig, ohne Rhizinen, mit steifen Haaren.
Dirinaria: Lager dicht anliegend ohne fädige Rhizinen.
Alle folgenden Gattungen mit "fädigen Rhizinen":
Physconia: entspricht der Physcia-pulverulenta-Gruppe (s. POELT 1966).
Anaptychia sens. str.: Lager blättrig bis strauchig, immer dorsiventral, z. T. behaart.
Physcia: blättriges Lager locker anliegend.
Pyxine und Heterodermia.

POELT hält die einzelnen Gattungen für verschiedene Entwicklungsreihen, die einander ± nahe stehen. Anaptychia und Physconia gehören seiner Mei-

nung nach enger zusammen. Als Basistyp dieser Familie wird das krustig--schuppige Genus Rinodina angenommen. Im neuen System von POELT sind auch Rinodina, Buellia und einige andere Gattungen in die Physciaceen eingegliedert.

POELT 1966 beschreibt die Phyconia-Rhizinen folgendermaßen (S. 112): "Ph. grisea besitzt kräftige weißliche" ... "ungeteilte oder spitzwinklig aufgegabelte Rhizinen. Alle übrigen Arten sind durch bald geschwärzte Rhizinen ausgezeichnet, die meist rasch beginnen, senkrecht zu ihrer eigenen Richtung abstehende und schließlich zu einem dichten schwärzlichen Filz verzweigte Fibrillen abzuscheiden, die sich vor allem ein Stück hinter den wachsenden Enden deutlich beobachten lassen und von einer Anheftung unabhängig sind. Im Alter wird der Filz meist zersetzt und zerrissen, so daß die Rhizinen nun wie schwarze parallellaufende Drähte aussehen."

b) Eigene Untersuchungen:

1) CANDELARIACEAE

Die kleinblättrige, oberseits grünlichgelbe Candelaria fibrosa (H. P. 8269) auf Acerrinde hat eine hellgraue Unterseite mit gleichfarbigen, einfachen, fädigen Rhizinen, die äußerst dünn und verhältnismäßig lang sind. Am Rande der Loben sind sie ziemlich zahlreich vorhanden. Fig. 106 gibt einen Schnitt quer durch den Thallus und längs durch eine Rhizine wieder. Man sieht, daß die Rhizine von auswachsenden, sich längs streckenden Hyphen der paraplectenchymatischen Rinde gebildet wird.
Die Hyphen der Rhizine bilden ein dichtes, lückenloses Bündel, ohne daß die Zellwände miteinander verschmelzen oder verquellen. Die Rhizinenhyphen sind, wie auch alle übrigen Hyphen des Thallus, leptoderm und plasmareich. Die Rhizinen von Candelaria fibrosa bestehen aus auffallend wenigen Hyphenreihen; im Längsschnitt liegen nur ca. 8-15 Hyphen nebeneinander. - Nach unten tritt eine leichte Verjüngung der Rhizine ein, die mit einem Engerwerden der Zellen zusammenhängt.
Man kann sich vorstellen, daß die nicht sehr fest verbackenen Hyphen verhältnismäßig leicht auffasern. (Bei ZAHLBRUCKNER 1926 werden für Candelaria Rhizinen aus gebüschelten Hyphen beschrieben). Im allgemeinen aber sind die Candelaria-Rhizinen geschlossene Gebilde. Die Rhizinen-Initialzellen der Rinde liegen lückenlos zusammen. Wahrscheinlich kommt es zu einem gleichzeitigen Auswachsen mehrerer Zellen, was zu den gleichmäßig nebeneinanderliegenden Hyphenreihen führt.

2) TELOSCHISTACEAE

Teloschistes flavicans s. ampl. (H. P. 8946) hat einen strauchigen, stark verzweigten, orangegelben Thallus. Am Thallusrand befinden sich zahlreiche, ca. 0,7 mm lange, zweigähnliche Cilien. Diese haben oft eine geschwärzte Spitze und sind algenfrei; es sind also keine Äste 3. Ordnung. - In Fig. 107 ist ein kleines Thallusstück mit Cilien dargestellt. Die algenhaltigen Thalluspartien wurden punktiert. Die Cilien haben, da keine grünen Algen durchschimmern, ein reineres Orange als der Thallus. Wo Cilien apikal aus Thallusästen auswachsen, sind sie schmaler als die Äste, und es kommt zu einem deutlichen Absatz. - An einigen Stellen (hier nicht wiedergegeben) sieht es so aus, als könnten die Cilien auch Hapterenfunktion übernehmen.

Teloschistes chrysophthalmus (H. P. 6023), eine auf Borke sitzende, laub- bis strauchförmige Flechte, zeigt an den Loben- und Apothecienrändern, vereinzelt auch auf der Thallus-Oberseite, Cilien von bis zu 1 mm Länge. In Fig. 108 ist ein ciliates Apothecium von der Unterseite mit anschließendem Thallusstück zu sehen. Die Cilien sind denen von T. flavicans homolog. Sie sind, nach meiner Beobachtung, algenfrei und entspringen an einigen Stellen, wo es sich um die apikale Fortsetzung von jungen Seitenzweigen handelt, einer bulbaten Thallusbasis. - HILLMANN 1935, S. 33/34 erwähnt allerdings für diese Art, daß die Cilien, aus dicht längsverlaufenden Hyphen, auch "wenige Algenkolonien" umschließen können.

Teloschistes chrysophthalmus f. denudatus (H. P. 3084) hat an Apothecienrändern und Lobenenden nur äußerst kurze, dünne Cilien von ca. 0,1-0,2 mm Länge. Diese wirken fast wie Haare, entsprechen aber morphologisch den Cilien der vorher beschriebenen Teloschistes-Arten. Die blatt- bis strauchförmige Probe 3084 haftet mit kurzen, rhizinenartigen Auswüchsen der Unterseite an Borke. (Die Anheftung wurde nicht näher untersucht). Im Vergleich mit verwandten Gattungen - Xanthoria etwa - wäre mit hafterartigen Rindenauswüchsen zu rechnen.

Einige Teloschistes-Arten werden als oberseits wenigstens stellenweise graufilzig oder borstig behaart beschrieben, z.B. T. brevior, T. stellatus, T. verrucosus, T. villosus (s. HILLMANN 1930).

Xanthoria fallax (H. P. 7757) auf Juglansrinde, hat auf der hellen Unterseite zahlreiche, weißliche, fädige Rhizinen. An einigen Stellen kommt es zu Rhizinenbrücken mit darunterliegenden Lappen desselben Thallus. Fig. 112 zeigt zwei kleine Thalluslappen, die am Substratrand hervorragen. Die Rhizinen sind einfach oder unregelmäßig dichotom. (Das Substrat wurde durch Schraffur gekennzeichnet). Unter dem vorderen Thallusstück liegt dachziegelig noch ein weiterer Thalluslappen, bei dem randliche Rhizinen in der Abbildung nur angedeutet sind. Vorne ist eine Rhizinenbrücke zu sehen. Die randständigen Rhizinen entstammen der Unterseite - entsprechen also den übrigen Rhizinen und nicht marginalen Cilien.
Bei der Probe 7781 sind die ebenfalls zahlreichen Rhizinen schwach orange gefärbt.

Proben von Xanthoria polycarpa (z.B. H. P. 2104) zeigten nicht, wie es für diese Art angegeben wird, fädige Rhizinen auf der Unterseite, sondern sind mit den ± strauchig ausgebildeten unteren Thallusteilen festgewachsen.

Xanthoria parietina (H. P. 7065) hat auf der Unterseite sehr spärliche weiße Rhizinen, die sich vorwiegend an den Punkten der Anheftung befinden. Schnitte lassen erkennen, daß die Rhizinen der unteren Rinde entspringen. Das Mark zeigt über der Rhizine eine leichte Vorwölbung. Die Rhizine ist aus zahlreichen, dicht verklebten, langgestreckten, ± parallelen Hyphen aufgebaut. Am Substrat verbreitern sich die Rhizinen oft fußartig, sich fest allen Unebenheiten anschmiegend.
DES ABBAYES 1951, S. 112-113, zeigt in Abbildungen nach WERNER einige Phasen der Thallusentwicklung von Xanthoria parietina. Danach bilden sich die ersten Rhizinen bereits bei den Thallusanfängen und gehen mit dem Abheben vom Substrat konform.

Bei der Gattung Xanthoria mit vorwiegend blatt- bis leicht strauchförmigem

Lager gibt es nur wenige Arten mit reichlicher Rhizinenentwicklung (z. B. X. fallax). Meist sind nur spärliche Rhizinen ausgebildet (X. parietina) oder die Anheftung erfolgt durch einfache Hafter (X. elegans). Die Entwicklungstendenz zur strauchigen Wuchsform läßt vermuten, daß hier eine Reduktion von einst vielen zu wenigen Rhizinen vorliegt. Eventuell kann man für diese Gattung beides annehmen: eine aufsteigende Entwicklungsreihe aus Haftern und eine absteigende Reihe von vielen auf wenige Rhizinen.

3) PHYSCIACEAE

Anaptychia ciliaris (H. P. 1464) hat einen strauchigen, vielverästelten, grauen Thallus. Vom ± wulstigen Rand des Lagers entspringen zahlreiche Cilien, die auffallend lang (ca. 3-7 mm und mehr) sein können. Sie sind häufig miteinander oder mit anderen Thallusteilen verhakt, verklebt oder verwachsen. Die Cilien zeigen ± die Thallusfarbe, z. T. sind sie auch dunkelbraun verfärbt; ihre Spitzen sind oft weißlich-hyalin und im feuchten Zustand gallertig. In Fig. 114 ist ein kleines cilienbesetztes Thallusstück von der Oberseite wiedergegeben. Thallus und Cilien sind gleichmäßig dicht behaart. Die Cilien sind z. T. mehrfach geteilt, z. T. mit anderen Cilien zusammengewachsen. Sie sind durchweg algenfrei. Beim Befeuchten zeigen die am Thallus grün durchschimmernden Algenhaufen die Grenze an, was in der Abbildung angedeutet wurde. Ausnahmsweise zweigen Cilien auch direkt von der Oberseite ab. Die Cilien bestehen aus festem Seiroplectenchym, das von der oberen Rinde gebildet wird. Die Unterseite hat einen lockeren Markabschluß.
Wenn man Rhizinen als Gebilde der Unterseite definiert, handelt es sich bei den Anhangsorganen von A. ciliaris auf keinen Fall um solche; sondern es sind marginal- bis oberseiten-bürtige Cilien. - Sie entspringen einem Randwulst, der von der oberen, nach unten etwas eingerollten Rinde gebildet wird. Wie man an Anaptychia-Arten mit unterer Rinde und Rhizinen beobachten kann, gibt es keine Übergänge zwischen Rhizinen und Cilien.
Fig. 113 gibt einen stark vergrößerten Ausschnitt von Oberrinde und Haaren der Anaptychia ciliaris wieder. Die gestreckten, ± oberflächenparallel geordneten Rindenhyphen lösen sich, wenn ein wachsender Hyphenpol die Oberfläche erreicht, aus dem Plectenchymverband und richten sich senkrecht zum Thallus. Die plasmahaltigen Haare bestehen meist aus mehrzelligen, aber einreihigen Hyphen. Mehrere Haare können miteinander zu Gruppen verschlungen oder auch leicht verklebt sein. An den seiroplectenchymatischen Cilien werden die Haare nicht von apikalen Hyphenpolen, sondern von senkrecht abstehenden Hyphenverzweigungen gebildet. (Eine gute anatomische Abbildung von A. ciliaris bringt DES ABBAYES 1951, S. 24).

Bei einer anderen Probe von Anaptychia ciliaris (H. P. 1115) zeigen besonders große Apothecien am Rande cilienartige Auswüchse. Die Behaarung wirkt bei dieser Flechte, mit der Lupe betrachtet, nur wie ein feiner Reif.

Anaptychia fusca (H. P. 1467) mit berindeter Unterseite hat ± vereinzelte, aber kräftige Rhizinen ausgebildet, die z. T. fest mit dem Substrat verklebt sind. Zum Zentrum des Thallus nehmen die Rhizinen an Zahl und Stärke zu. Bei einigen mehr randständigen Rhizinen kann man Brückenbildungen beobachten. Das in Fig. 115 von der Unterseite wiedergegebene Thallusstück ist im gleichen Maßstab gezeichnet wie die darüberliegende A. ciliaris.

Foto 18 zeigt einen Tangentialschnitt von A. fusca. Ober- und Unterrinde haben vorwiegend in Längsrichtung der Loben verlaufende Hyphen, die hier quer angeschnitten wurden. Am Lobenrand gehen Ober- und Unterrinde, die sich anatomisch kaum unterscheiden, fast nahtlos ineinander über. - Die Rhizinen zweigen von der unteren Rinde ab und bestehen aus zahlreichen, miteinander verschmolzenen, zur Rhizinenachse parallellaufenden Hyphen.

Heterodermia neoleucomelaena (H. P. 3109) hat einen weißen strauchigen Thallus und zahlreiche, schwarze, lange Randcilien. In Fig. 117 ist das Endstück eines cilienreichen Zweiges zu sehen. Die schmalen Thalluszweige sind unterseits unberindet, haben aber einen dicken, von der Oberseite ausgehenden, nach unten eingerollten Randwulst, dem auch die Cilien entspringen. Die Cilien dieser Flechte können 5-8 mm und mehr lang werden. Einige Cilien haben sich mit fuß- oder haftscheiben-ähnlichen Enden an Aststückchen befestigt (s. Fig. 116).
Bei einem Benetzungsversuch spannen sich die Wassertropfen zwischen den eng beieinanderstehenden Cilien aus und bleiben so ziemlich lange stehen, bis sie vom Thallus langsam absorbiert werden. Diese auffälligen Anhangsorgane von Heterodermia haben sicherlich einen funktionellen Wert für die Strauchflechte. Ich vermute, daß ihnen primär eine Bedeutung für den Wasserhaushalt zukommt. Diese Cilien stellen geradezu ideale Taufänger dar. Auf Schnitten sieht man, daß der Randwulst eine Fortsetzung des algenhaltigen Thallus ist, der an den Seiten eine fast radiäre Form annimmt. Die diesem Wulst entspringenden Cilien sind algenfrei und stammen vom "fibösen" Plectenchym der oberen Rinde. In den Cilien treten zahlreiche, langgestreckte Hyphen zu einem dichten, verbackenen Seiroplectenchym zusammen.

Als Beispiel für die blattförmigen, mit Rhizinen angehefteten Physcia-Arten soll Physcia stellaris (H. P. 8284) stehen. Diese Probe haftet fest an Borke und erlaubt die Beobachtung von Rhizinen nur an Loben, die über das Aststück hinausragen. In Fig. 109 sind zwei dachziegelig übereinanderliegende Thallusläppchen von der Unterseite zu sehen; deren eines hat sich mit Rhizinen an Borke (hier kariert gekennzeichnet) befestigt. Die Thallusunterseite und Rhizinen sind weißlich. Fig. 110 zeigt ein Thallusstück mit vorwiegend in der Nähe des Randes angeordneten Rhizinen, die manchmal so dicht an der Kante des Lagers stehen, daß man sie für Cilien halten könnte. - Meine Schnittuntersuchungen ergaben, daß auch randständige Rhizinen der unteren Rinde entstammten, die bei Physcia auch den Thallusrand bildet.
Die Entwicklung der Rhizinen beginnt augenscheinlich vorwiegend am Rande der Thallusunterseite und scheint von einer Induktion durch Kontaktreize ± unabhängig zu sein. Die Rhizinen sind einfach-spitz, z. T. auch dichotom. Besonders zum Zentrum der Loben finden sich mehrfach verzweigte Rhizinengebilde. Fig. 111 zeigt eine Rhizine, bei der eine mehrfach übergipfelte dichotome Verzweigung zu einer fast geweihartigen Form führt.
Foto 17 gibt einen Schnitt durch den Thallus und eine Rhizine wieder. Die Rhizine zweigt von der festverflochtenen, prosoplectenchymatischen Unterrinde ab, die sich deutlich vom lockeren Mark unterscheidet. Die Rhizine besteht aus dichtem Seiroplectenchym; die Wände ihrer plasmareichen Hyphen sind miteinander verschmolzen.

Physciopsis adglutinata (H. P. 8290) ist eine graue, an Borke haftende Blattflechte mit feinzerteilten Loben. Auf der hellen Unterseite befinden sich - entgegen den Angaben der Literatur - weiße, fädige, z. T. verzweigte Rhizinen, die teilweise am Substrat angeheftet sind [1]. Auf Schnitten durch diese Probe (Foto 16) zeigt der Thallus keine deutliche Unterrinde, sondern schließt mit einem lockeren, vom Mark nicht zu differenzierenden Geflecht ab. Die diesem lockeren Plectenchym entspringende Rhizine bildet allerdings ein ebenso festes Seiroplectenchym wie die Rinden-Rhizinen von Physcia. - Es ist in diesem Falle nicht ganz einfach, von einem Mark- oder von einem Rinden-Gebilde zu sprechen. Wahrscheinlich entspricht aber der untere Teil des lockeren Plectenchyms einer Rinde. Das feste Gefüge der Rhizine läßt vermuten, daß es sich auch hier, entsprechend allen übrigen Physciaceen-Rhizinen, um eine Rinden-Rhizine handelt.

Physciopsis syncolla (H. P. 8291) sitzt dem Substrat (Ulmenborke) sehr eng an. Beim Ablösen bleibt die Borke meist fest an der Unterseite kleben. - Ein etwas abstehender Thalluslappen zeigt auf der hellen Unterseite ähnliche weiße Rhizinen wie Ph. adglutinata. Schnitte durch ein der Borke ansitzendes Thallusstück zeigen, daß die Flechte direkt mit dem lockeren Plectenchym der Unterseite am Substrat haftet.

Physconia pulverulenta (H. P. 5307) soll als Beispiel für einen bestimmten Rhizinentyp stehen, der für die Gattung Physconia spezifisch ist: Von der schwarzen Unterseite stehen senkrecht dünne, lange, schwarze Rhizinen ab, die zum größten Teil rechtwinklig aufgefasert sind wie bei Flaschenbürsten oder Pfeifenputzern. Für diesen merkwürdigen Verzweigungstyp von Rhizinen schlage ich die Bezeichnung "Pfeifenputzer-Rhizinen" vor (s. Terminologie).
In Fig. 118 sind mehrere, z. T. übereinanderragende Thalluslappen mit ihrem unterseitigen dichten Rhizinenfilz dargestellt. Einige junge Rhizinen am vorderen Rand der Loben sind noch einfach und glatt. Einige Rhizinen bilden Brücken zu darunterliegenden Loben. Zum Zentrum der Lappen hin bilden die aufgefaserten ca. 1, 5-2 mm (manchmal bis 7 mm) langen Rhizinen einen "dichten Wald". Die Rhizinen können mit dem Untergrund verklebt sein, z. B. rechts in der Abbildung, wo das borkige Substrat durch eine Schraffur angedeutet wurde. Es können jedoch auch voll entwickelte Rhizinen frei von der Unterlage sein, z. B. vorne im Bild. Angeheftete Rhizinen können eine fasrige Fußplatte ausbilden, indem sie sich mit ihrem terminalen Teil dem Untergrund anlegen; manchmal wird auch eine Platte von radiär sich ausbreitenden Hyphen gebildet.
Ein Ausschnitt von zwei Rhizinen ist in Fig. 119 zu sehen. Die kontorte Spitze der linken Rhizine ist frei vom Substrat; rechts sieht man eine beginnende Anheftung. Die Rhizinen sind dunkelbraun, ihre Spitzen weiß, die Härchen hyalin bis braun.
Auf Schnitten durch Thallus und Rhizinen erkennt man, daß es sich bei den Physconia-Rhizinen um Rindengebilde handelt. Die Rhizine besteht aus + dunkel pigmentierten, achsenparallellaufenden, langen Hyphen, die nur wenig miteinander verdrillt und verbacken sind. In gewissen Abständen lösen sich einzelne, aus wenigen Hyphen bestehende Bündel, die zur Peripherie abzweigen, aus dem Verband und wachsen rechtwinklig aus der Rhizine heraus.

---

[1] (Nach POELT 1969 soll diese Art eine schwarze, berindete Unterseite haben und ohne deutlich differenzierte Rhizinen dicht angeheftet sein.

Pyxine berteriana (H. P. 7640) hat auf der schwarzen Unterseite schwarze, längliche Rhizinen mit spitzen oder ± dichotom verzweigten Enden. Die in Gruppen stehenden Rhizinen haften oft mit kleinem Fuß fest am Substrat (Borke), so daß sie sich eher vom Thallus als vom Untergrund lösen lassen. Im Zentrum des Thallus sind die Rhizinen durchschnittlich 0,25 mm lang, am Rande der Loben sind sie jedoch oft ± länger. - Die Rhizinen sind, wie Schnitte erkennen lassen, Gebilde der ± prosoplectenchymatischen, fest verflochtenen Unterrinde. Der Rand des Lagers wird von der nach oben gezogenen unteren Rinde gebildet.

VI. PELTIGERINEAE und andere BLAUALGENFLECHTEN

In diesem Kapitel sollen die Anhangsorgane verschiedener Gattungen der Peltigerineae (die sowohl Blau- als auch Grünalgen enthalten können) betrachtet werden, z. B. Peltigera, Hydrothyria, Nephroma, Lobaria, Sticta, Psoroma. - Von den noch nicht sicher eingeordneten Familien Collemataceae, Coccocarpiaceae und Pannariaceae werden einige Beispiele dargestellt, denen ich das noch nicht eingeordnete Leptochidium albociliatum anschließe.
Vorweggenommen sei, daß bei diesen verschiedenen Blaualgenflechten Haare, die sonst im Flechtensystem eher als Ausnahme zu betrachten sind, häufig vorkommen. Und auch die Haftorgane bestehen hier sehr oft, allerdings nicht immer, aus ± einzelnen Hyphen. - Cilien dagegen sind mir bei diesen Flechtengruppen nicht bekannt.

a) Literatur:

STRATO 1921 [1] beschreibt für Peltigera canina, daß an jungen Teilen des Thallus die obersten Rindenzellen oft zu reich verzweigten Hyphen (entspricht "Haaren") auswachsen, die am Thallusrand einen filzigen Überzug bilden. (Das Thalluswachstum ist ein Randwachstum). Den netzförmig angeordneten Adern der unteren Markschicht entspringen Rhizinen. Die dicht gelagerten und stark verklebten Hyphen der Rhizinen neigen stark zu Anastomosen. Wie STRATO beobachtete, ist das Wachstum der Rhizinen durch das Verkleben mit Substratpartikeln noch nicht beendet, sondern wird zwischen Bodenpartikeln hindurch fortgesetzt. Das läßt auf ein ausgesprochenes Spitzenwachstum der Rhizine schließen. An festen Substratstücken bilden diese plattenartig verbreiterte Stellen aus. Trifft eine Rhizine auf die Rinde eines Thalluslappens, wurde manchmal auch eine Verschmelzung beider Hyphenelemente beobachtet.
Die Dorsiventralität von P. canina wird, wie STRATO durch Versuche nachwies, von außen bestimmt: bei umgedrehten Thallusstücken bildete die nach unten liegende, ehemalige Oberseite allmählich Mark und auch Rhizinen aus.

DARBISHIRE 1926 (vgl. dazu Abb. aus d. Lit. V): Die Rhizinenstruktur von Peltigera canina ist, wie DARB. sagt, typisch für die Gattung. Die Entwicklung der Rhizinen beginnt nahe am wachsenden Thallusrand, indem konische Bündel von kurzen Hyphen rechtwinklig von den Adern abzweigen. Die Induktion dieser Organe ist von Kontaktreizen unabhängig. - Die reifen Rhizinen

---

[1] F. TOBLER gab die Arbeit seines im Krieg gefallenen Doktoranden Clemens STRATO heraus.

zeigen zahlreiche H-förmige Fusionsbrücken, die nach DARB. folgendermaßen entstehen: eine einzelne Hyphe wächst aus dem Rhizinenende aus; eine Nachbarhyphe wendet ihr rechtwinklig die Spitze zu und verschmilzt mit der ersten Hyphe, setzt dann aber am Winkelpunkt ihr Wachstum in Lotrichtung fort. - Die Anastomosen kommen also nicht nachträglich zwischen älteren Hyphen, sondern am terminalen Teil der Rhizinen durch Spitzenfusionen einzelner Hyphen zustande.
DARB. meint, daß die Peltigera-Rhizinen zwei wichtige Funktionen hätten; einmal als Anheftungsorgane - durch reiche Anastomosenbildung sind sie der mechanischen Funktion besonders angepaßt. Der Thallus wird durch die Rhizinen vom Untergrund abgehoben, was einen ausreichenden Gasaustausch durch die lockere Unterseite ermöglicht. Als zweite Funktion wird die Wasserabsorption hervorgehoben. Die Hyphenwände der Peltigera-Rhizinen können erheblich viel Wasser absorbieren und nehmen entsprechend an Dicke zu. Außerdem ist die Rhizinenstruktur an die kapillare Wasserleitung angepaßt. Eine besondere Rhizinenmodifikation zeigt P. canina f. spongiosa, deren Rhizinen sich locker in zahlreiche dünne Hyphenbündel verzweigen.

b) Eigene Untersuchungen:

PELTIGERINEAE

1) PELTIGERACEAE

Bei der Gattung Peltigera haben die meisten Arten auf der Unterseite ein System von erhabenen Markleisten, die mit den anthropomorphen Begriffen "Adern" oder "Venen" (Englisch: veins) benannt werden. Hiermit soll keine Funktion, sondern die plastische und lineare Form bezeichnet werden. Ich bevorzuge den Ausdruck "Venen".
Als ich den "Rhizopten"-Begriff aufstellte, habe ich zuerst an die lockeren, der Anheftung dienenden Hyphenbüschel von Pannariaceen gedacht und war mir nicht sicher, ob die Anhangsorgane von Peltigera einzuschließen seien. Bei Peltigera werden die Anhangsorgane, ähnlich wie bei einigen Cladonia--Arten und Heterodea muelleri, vom lockeren Mark gebildet. Wie bei Cladonia gibt es auch bei Peltigera Übergänge von lockeren Hyphenbüscheln zu ± kompakten Organen. - Es ist aber sinnvoll, für die ganze Skala von ± lockeren, rhizinenartigen Anhangsorganen den Begriff Rhizopten in Anspruch zu nehmen, um den lockeren Aufbau dieser Gebilde hervorzuheben.
Die Reihe der Haftorgane ist also: Rhizohyphen = einzelstehende Hyphen, Rhizopten = lose Hyphenbüschel bis lockere "Markrhizinen", Rhizinen = Hyphen ± dicht zu einem festen Gebilde zusammengeschlossen (s. Terminologie). Die ± lockeren Haftorgane der Peltigera-Arten sind somit zu den Rhizopten zu rechnen.

Peltigera canina (H. P. 7953) hat auf der Unterseite ein lockeres Markgeflecht, das ich Pilema nenne, und zahlreiche, zu einem Netzwerk zusammenfließende, erhabene Venen, in denen das Mark besonders großmaschig ist. Die den Venen entspringenden Rhizopten sind wie die Unterseite weißlich oder braun verfärbt.
Der größte Teil der Thallusunterseite ist mit einer verklebten Schicht abgestorbener Pflanzenreste bedeckt. Durch die Haftorgane ± bleibt ein Luftraum zwischen dem Thallus und dieser Detritusschicht. Die ± in Einzelhyphen auffasernden Rhizopten "umspinnen" die Pflanzenteile und verknäueln sich mit

dem Substrat. Fig. 121 zeigt ein Stück von der Thallusunterseite: Rhizopten haben sich an einem abgestorbenen Blatt befestigt. (Am linken Rand der Abbildung wurde die verklebte Substratdecke durch Schraffur angedeutet). An diesem noch nicht völlig zersetzten Blatt kann man beobachten, wie die Rhizoptenenden sich bei Substratkontakt in ein feines Mycel auflösen, das durch kleinste Risse dringt und als ein dünner Film das Substrat überzieht. In dieser Darstellung konnte das Auffasern einiger Rhizopten nur angedeutet werden; das breitere Flächen bedeckende Mycelgespinst ließ sich nicht wiedergeben. - Am Thallusrand (rechts unten im Bild) sieht man sehr junge, aus noch verhältnismäßig wenigen Hyphen bestehende Entwicklungsstadien von Rhizopten, die besonders deutlich den locker zerfaserten Aufbau dieser Organe zeigen. Fig. 120 bringt einen Ausschnitt der Probe 8081 mit deutlichem Venennetz und noch unangehefteten Rhizopten. Rechts im Bild kann man die Anheftung einer Rhizopte an ein stengelartiges Substratstück beobachten.

Benetzungsversuch: Das unterseitige Pilema verteilt einen Wassertropfen sehr schnell von einer kleinen Stelle über ein großes Thallusstück. Die in trockenem Zustand $\pm$ anliegenden Rhizopten strecken sich bei Durchfeuchtung senkrecht zum Thallus. Die hyalinen Rhizoptenspitzen quellen dabei stark auf und bilden eine regelrechte Gallerte.

Auf Längsschnitten durch die Rhizopten von P. canina (H. P. 7953) sieht man, wie das lockere Plectenchym der Venen in die Rhizopten hineinzweigt und sich dort zu einem $\pm$ dichten Bündel aus langen, achsenparallelen Hyphen ordnet. Das Foto 20 bringt einen vergrößerten Ausschnitt vom Übergang des Plectenchyms Vene-Rhizopte. Die Hyphen der Rhizopten werden durch zahlreiche Anastomosepunkte und stellenweise durch ein leichtes Verkleben der Wände zusammengehalten. Sie bilden durch ihren lockeren Zusammenhalt viele "interhyphale" Zwischenräume. Bei einer stärkeren Lockerung des Geflechts - z. B. am Ende der Rhizopten und beim Umspinnen des Substrats - nimmt die Neigung zur Anastomosenbildung zu. Die von DARBISHIRE beschriebene Entstehung der H-förmigen Anastomosebrücken durch Spitzenfusionen konnte ich ebenfalls mehrfach beobachten. Außerdem fand ich an älteren Hyphen kurze seitliche Ausstülpungen, die zusätzlich sekundäre Fusionsbrücken ermöglichen müßten. - Die das Substrat überziehenden Gruppen von Einzelhyphen sind nur noch locker durch gelegentliche Anastomosebrücken verbunden. Sie zeigen ein theoretisch unbegrenztes Wachstum und tragen wahrscheinlich aktiv zur Zersetzung organischen Materials bei. Wenn dieses Rhizoptenmycel andere Flechtenthalli überzieht, können kurze, senkerartige Seitenzweige der Hyphen in die fremden Thalli eindringen. Die starke terminale "Mycelbildung" ist eine Besonderheit der Peltigera-Rhizopten. Bei anderen Flechten ist mir nichts Vergleichbares bekannt.

Bei Peltigera venosa (Mus. Bot. Berol. Nr. 4561) wird eine peltate Thallusform und ein einziges zentrales Anheftungsorgan ausgebildet, das, da es locker in Erde wurzelt, nicht als Nabel angesehen werden kann. In Fig. 122 ist ein Exemplar von der Unterseite mit teilweise freipräpariertem Anhangsorgan dargestellt. Man sieht, daß der zentrale Strang von dem zusammenlaufenden Venensystem der Flechte gebildet wird; ich habe ihn deshalb "Venenstrang" genannt. Vergleichbar manchen Rhizinensträngen, verankert der Venenstrang den Thallus im Boden wie eine "kleine Pfahlwurzel". Der dicke Strang reicht etwa 0, 5 cm, die feineren Auszweigungen bis 1, 5 cm tief in den Erdboden hinein. Da nicht eine einzelne Vene, sondern die Gesamt-

heit der Venen an diesem Anhangsorgan beteiligt ist, kann der Venenstrang nicht mit einer einzelnen modifizierten Rhizopte verglichen werden.

Solorina crocea (eigene Sammlung) mit auffallend orangefarbener Unterseite hat bräunliche Venen, denen fasrige Rhizopten entspringen. In Schnitten sieht man, daß die langen, achsenparallelen Rhizoptenhyphen wesentlich dünner sind als die den Thallusabschluß bildenden Markhyphen (Pilema). Die Hyphen der Rhizopten haben eine dünne, gelbliche Wand und orangefarbene, körnchenförmige Ablagerungen von Flechtenstoffen, die sie makroskopisch hellorange erscheinen lassen.

Die an Steinen von Bächen befestigte Hydrothyria venosa (H. P. 7977) wurde bereits unter dem Thema "Nabelflechten" kurz besprochen. Das Befestigungsorgan dieser Flechte ist in gewisser Weise mit dem von Peltigera venosa zu vergleichen. Da aber Hydrothyria an festem Substrat sitzt, bildet das zusammenlaufende Venensystem einen Nabel aus (Fig. 123). Wie Schnitte (Fig. 124) erkennen lassen, haben Thallus und Venen dieser submersen Flechte eine ganz andere Anatomie als Peltigera-Arten. Der Thallus ist beiderseits von einer einschichtigen, paraplectenchymatischen Rinde bedeckt; z. T. ist noch eine äußere, ± diskontinuierliche Schicht von kleinen, plasmareichen Kugelhyphen vorhanden. Die Blaualgenketten (Nostoc ?) sind in dem dünnen Thallusblatt von ca. 0,1 mm Dicke gleichmäßig verteilt. Dazwischen finden sich Markhyphen sehr unterschiedlicher Dicke, die den Thallus in verschiedenen Richtungen durchziehen, vorwiegend aber radial zum Nabel laufen (in der Abbildung quer angeschnitten). Auffällig sind einige ungewöhnlich großlumige, fast plasmaleere Hyphen (das Plasma scheint höchstens noch als dünner Wandbelag vorhanden zu sein). In die vorgewölbte, algenfreie Vene münden ± senkrecht großlumige Markhyphen, die dicht über der unteren Rinde eine radiale Richtung einnehmen. An den Venen bildet die Unterrinde einhyphige, meist mehrfach septierte Haare aus. Nach einer Abbildung von STURGIS (s. NIENBURG 1926, S. 87) laufen die Hyphen im ganzen Venenquerschnitt radial zum Nabel, was ich in meinen Schnittpräparaten nicht beobachten konnte. Für eine genauere Analyse des Mark- und Venenplectenchyms müßte man mehrere Schnittrichtungen und verschiedene Entwicklungsstadien der Venen wählen. Wie REINKE (1895) angibt, fehlt bei dickeren Venen die untere Berindung, was er auf ein nachträgliches Dickenwachstum zurückführt.
NIENBURG (1926) sieht Hydrothyria venosa für den einzigen Fall bei Laubflechten an, wo das Mark eine besondere mechanische Funktion übernimmt. Das Venensystem gibt nach seiner Meinung dem zarten Thallus Festigkeit und verhindert, daß er vom strömenden Wasser zerrissen wird.
Entgegen anderen Flechten, die vorwiegend für eine Trockenresistenz ausgerüstet sind, ist H. venosa an die ständige Existenz im Wasser angepaßt. Das Problem der Wasserabsorption und -speicherung entfällt. Die dünnwandigen, großlumigen, gaserfüllten Markhyphen von H. venosa funktionieren vermutlich ähnlich wie die auffällig großen Luftraumsysteme (Interzellularen) im Gewebe submerser höherer Pflanzen: sie regulieren Gasaustausch und Atmung und verhindern ein Kollabieren der weichen Gewebe.

2) NEPHROMATACEAE

Nephroma arcticum (H. P. 521) hat eine dunkle, ± dicht mit braunen Rhizohyphen besetzte Unterseite. Die Fasern sind oft miteinander und mit Substrat verklebt und verfilzt. An einigen Stellen sind sie auch zu strangartigen Rhizopten verbunden (Fig. 131). Die Übergänge von Rhizohyphen zu Rhizopten sind hier gleitend.

Nephroma resupinatum (H. P. 1883) hat eine dichte Haarbedeckung auf der Unterseite. An verschiedenen Stellen sind Haare zu längeren Rhizohyphen ausgewachsen und am Substrat befestigt.
Daneben kommen vereinzelt auch Rhizinen vor, die ebenfalls eine pelzige Behaarung zeigen können und den Thallus an größeren Substratstücken - etwa Borke - befestigen (Fig. 129).
Frei von Behaarung sind die für diese Art charakteristischen unterseitigen Papillen, die sich im Schnitt als berindete Vorwölbungen der lockeren Markschicht erweisen. - Die Haare und Rhizohyphen entstehen durch das Auswachsen einzelner isodiametrischer Rindenhyphen (Foto 26); sie können verhältnismäßig lang und vielfach septiert sein. Diese unverzweigten Einzelhyphen stehen oft in lockeren Gruppen zusammen.
Schnittbilder von Rhizinen der Probe H. P. 9855 sind auf den Fotos 22 + 23 zu sehen. Zwei kurze, fast hafterartige Anheftungsstellen an borkigem Substrat sind auf Foto 22 wiedergegeben. Sie bestehen aus fest miteinander verbackenen Hyphenauswüchsen der Unterrinde. In fortgeschrittenen Entwicklungsstadien setzt sich das Markplectenchym kontinuierlich in die Rhizinen fort (Foto 23). Die paraplectenchymatische Rinde ist dann an der Basis der Rhizinen (Thallusansatz) völlig aufgelöst. - Die Rhizinenbildung scheint durch Kontaktreize an der Unterrinde induziert zu werden. Dann aber wird offenbar die weitere Ausbildung dieser Organe von Markanteilen fortgeführt. Voll entwickelte Nephroma-Rhizinen kann man als Mark-Rhizinen bzw. berindete Mark-Rhizinen ansehen (da z. T. noch eine unregelmäßige Rinde und Haarbekleidung ausgebildet ist).

Nephroma bellum (H. P. 1878) hat eine völlig nackte Unterseite. Beim Abpräparieren von anhaftender Borke finden sich vereinzelt an den Punkten der Anheftung warzige Erhebungen auf der Thallusunterseite, die mit einer fußartigen Verbreiterung am Substrat kleben. Diese wenig differenzierten Gebilde kann man eher mit "Hafter" als mit "Rhizinen" bezeichnen.

3) LOBARIACEAE

Lobaria laetevirens (H. P. 912) hat eine helle, filzig behaarte Unterseite mit sehr verstreuten hellen, dünnen Rhizinen. Die Rhizinen (Fig. 127) sind bis 0, 5 cm lang, ± strohig, terminal oft in mehrere Bündel gespalten und meist mit Substrat verklebt; teilweise sind sie auch behaart. - Auf einem Längsschnitt durch eine Rhizine (Foto 19) sieht man, daß sich das verhältnismäßig dichte Markplectenchym in das Anhangsorgan hinein fortsetzt. Die Hyphen der Rhizine sind dicht gelagert und miteinander verquollen - was mich bei ihrer unter Lupenbetrachtung fast strohigen Konsistenz etwas überraschte! Außen ist die Rhizine wie die Thallusunterseite von einer dünnen paraplectenchymatischen Rinde umgeben, die durch kurze, aus abgerundeten Zellen bestehende Haarauswüchse aufgelockert ist. - Bei DES ABBAYES 195

S. 36, ist eine Rhizine von Lobaria laetevirens nach MOREAU wiedergegeben: ein Bündel aus gestreckten, locker verklebten Hyphen, die den paraplectenchymatischen Rindenzellen entspringen. - Wie erklärt sich der anatomische Unterschied zur oben dargestellten Rhizine? - Wahrscheinlich handelt es sich bei dem Objekt von MOREAU um länger ausgewachsene Haare, die zu einem Büschel verklebt sind. Neben kompakten Markrhizinen scheinen bei Lobaria - ähnlich wie bei Nephroma und Sticta (s. unten) - Rhizohyphen und Rhizopten vorzukommen. Dies ist wohl durch die reichliche Ausbildung von unterseitigen Haaren bedingt.

Lobaria pulmonaria (H. P. 5950) ist entlang der unteren Netzleisten feinfilzig behaart und besitzt auch vereinzelte Rhizinengruppen (vorwiegend am Rande der großlappigen Thalli). Die in Fig. 125 wiedergegebenen Rhizinen sind deutlich in mehrere Stränge gebündelt. Besonders terminal kommt es zu einer pinselartigen Aufteilung, jedoch nicht in Einzelhyphen, sondern in dünne, aber fest-kompakte Bündel. Die drei oberen Rhizinen mit fußartig verbreiterten Enden und "festgewordenen Sekretplatten" hafteten an einem Moosästchen, (das für die Zeichenwiedergabe entfernt wurde). Die untere Rhizine war unangeheftet.
An einem sonst rhizinenfreien Thallusstück wurde nach Entfernen von anhaftendem Substrat ein kurzer hafterartiger Auswuchs mit breitem Fuß freigelegt (Fig. 126).

Bei Sticta fuliginosa (H. P. 909) ist die Unterseite dicht mit hellen Rhizohyphenbüscheln besetzt. Im Falle die Rhizohyphen angeheftet sind, sind sie besonders lang und wollig und können das Substrat regelrecht umspinnen. - Bei Wasserbenetzung werden die Haare durchsichtig-gallertig. Auf der Schnittabbildung Fig. 130 sieht man die Verbindung von paraplectenchymatischen Rindenzellen und Haaren, bzw. Rhizohyphen. Die Haare sind plasmareiche, mehrfach zellig gegliederte Einzelhyphen.

Sticta weigelii (H. P. 8211) hat unterseits einen dichten Haarbesatz und einige recht kräftige Rhizinen. Eine alte, besonders große Rhizine ist in Fig. 128 dargestellt. Neben ihrer Basis sieht man kurze Haare, eine Cyphelle und eine noch junge Rhizine, die in mehrere dünne, feste Bündel aufgespalten ist. Bei der älteren, leicht behaarten Rhizine ist das terminale Aufspalten in zahlreiche Bündel besonders ausgeprägt. Diese häufig zu beobachtende Endaufspaltung der Rhizinen hat Sticta mit Lobaria gemein.
Die Rhizinen erweisen sich auf Längsschnitten (Foto 21) als kompakte Markrhizinen, ähnlich denen von Lobaria; sie können teilweise eine dünne Berindung zeigen und behaart sein.
Neben den Rhizinen kommen bei St. weigelii Haare mit allen Übergängen zu Rhizohyphen und rhizoptenartigen Büscheln vor, die der paraplectenchymatischen Unterrinde entspringen. Zwischen Markrhizinen und Rindenhaaren gibt es keine Übergänge. Es sind offenbar ganz verschiedene, nebeneinander ausgebildete Anhangsorgane, die unabhängig die Funktion der Anheftung übernehmen können, wobei die kräftigen Rhizinen einen größeren Abstand zum Substrat und eine größere Zugfestigkeit ermöglichen als die kurzen Rhizohyphen und Rhizopten dieser Flechte.
Die Probe H. P. 8984 zeigt ebenfalls vereinzelte Rhizinen, während die Probe H. P. 8983 nur mit lang auswachsenden Haarbüscheln am Substrat haftet.

Ein Habitusbild der merkwürdigen Sticta tjibodensis findet sich bei

GOEBEL 1928, S. 70. Die länglich schmalen, flachen Thallusblätter laufen an ihrer Basis in wurzelähnliche Haftorgane aus, die an Rhizinenstränge von Cladoniaschuppen erinnern. Es ist interessant, daß GOEBEL für diese Gebilde bereits die Bezeichnung "Rhizinenstränge" gewählt hat. Nach seinen Angaben sollen von diesen wurzelartig im Substrat befestigten Organen Ausläufer und neue Thalli gebildet werden.

PLACYNTHIACEAE

Psoroma hypnorum v. paleaceum (H. P. 5907) hat stark behaarte Apothecienränder (Fig. 132). Auf Schnitten sieht man, daß die in dichten Gruppen stehenden Haare der paraplectenchymatischen Rinde des ± lecanorinen Apotheciengehäuses entspringen. Die Haare bestehen aus - langen, mehrmals septierten Einzelhyphen. Mit einfacher Cottonblue-Färbung zeigen die Haare - bei sonst guter Blaufärbung des Apotheciums - keine Plasmafärbung. Nur einige junge Haarhyphen lassen einen sehr dünnen Plasmafaden erkennen.

Die normale Art Psoroma hypnorum (H. P. 1989) hat nur leicht bereifte, jedoch nicht deutlich behaarte Apothecienränder (Fig. 133).

Weitere Blaualgenflechten der Lecanorales:

4) COLLEMATACEAE

Die Haftorgane von Collema, die DEGELIUS (1954) mit "rhizinae" und "hapters" bezeichnet hat, fallen nach meiner Definition unter die Termini "Rhizohyphen", wenn es sich um separate Haargebilde handelt, und "Rhizopten", wenn die Haare ± geschlossene Büschel bilden.

Collema crispum v. crispum (H. P. 5713) hat auf der grünblauen Unterseite vereinzelte farblose Rhizopten (s. Fig. 134). Foto 27 zeigt den Anschnitt von einer Rhizopte. Man erkennt den Ursprung der langen septierten Hyphen in dem Pseudocortex (s. Terminologie).

Bei Leptogium burgessii (H. P. 9663) hat auf der Ober- und Unterseite und am Apotheciengehäuse reichlich Haare ausgebildet, die der einreihigen Paraplectenchym-Rinde entspringen. Auf der Unterseite sind die Haare oft zu längeren Rhizohyphen ausgewachsen. Die Haare bilden Reihen aus ± kugelförmigen, dünnwandigen Zellen. (Zum Unterschied werden die Haar-Zellen von L. hildenbrandii in der Literatur als langgestreckt und dickwandig beschrieben). Bei Lupenbetrachtung von L. burgessii sieht man, daß die unterseitigen Rhizohyphen das Substrat (Moos) oft wie ein feines Gespinst überziehen.

Im Anschluß an die Collemataceae soll hier die im neuen System von POELT nicht enthaltene, sehr seltene Art Leptochidium albociliatum [1] behandelt werden, da die leptogium-ähnliche Flechte sicher in diesen Kreis gehört. Die schwarzgrünen, wellig-lappigen Thalli von Leptochidium albociliatum (H. P. 10007) sind zwischen Moos und Erdklümpchen kaum zu bemerken. - An den Thallusrändern und auch an den Apothecienrändern fallen bei Lupenbetrachtung borstige, weißlich-hyaline Haare von ca. 0,05-0,1 mm

[1] (syn. Pseudoleptogium albociliatum (Desm.) Jatta = syn. Polychidium alb. Nyl., stand früher bei den Ephebaceen.

Länge auf. Vereinzelt finden sich diese Haare auch auf der Ober- und Unterseite, vorwiegend aber marginal. In Fig. 139 sieht man einen randlichen Ausschnitt eines wellig gefalteten Thallusstücks, links daran einige Moosblättchen vom anhaftenden Substrat. Fig. 140 zeigt einen Schnitt durch den Thallusrand mit drei borstig-steifen Haaren, die je von einer plasmaleeren Hyphe gebildet werden. Junge Haare besitzen noch einen plasmahaltigen Apex. An ihrer Basis sind die ± tief in der Thallusgallerte steckenden Haare meist blasig angeschwollen und mit dem Hyphensystem des Lagers verbunden. Der dünne Schnitt auf Foto 25 mit einigen Haaren auf der Oberseite läßt die Anatomie dieser Flechte besonders deutlich erkennen: Das gallertige Lager wird in der Mitte von einem horizontal verlaufenden Hyphensystem durchzogen, von dem senkrecht zur Ober- und Unterseite Hyphen abzweigen, die nahe der Peripherie blasig anschwellen und einen Pseudocortex bilden - ähnlich dem von Collema. Die Blaualgenketten konzentrieren sich nahe der Ober- und Unterseite, so daß eine gewisse Symmetrie zum mittleren Hyphensystem entsteht.
An den Stellen der Anheftung finden sich auf der Unterseite zahlreiche, ± lange, plasmahaltige Rhizohyphen, die dem Pseudocortex entspringen (Foto 24). Die dichtstehenden, biegsamen Rhizohyphen, die mit Moosblättchen verkleben, sind von ganz anderer Beschaffenheit als die einzelstehenden, starren, plasmaleeren Haare. Die borstigen Haare müßten ausgezeichnet als Taufänger und kapillare Wasserleiter funktionieren.

5) COCCOCARPIACEAE

Die Arten der Gattung Coccocarpia haben auf der Unterseite ein ähnliches filziges Geflecht von Anhangsorganen, wie es bei vielen Pannaria-Arten bekannt ist, das ich als "Eriostratum" definiert habe.
Die beiden Gattungen wurden früher zu einer Familie gestellt. Neuerdings hat A. HENSSEN Coccocarpia mit der kleinen Gattung Spilonema zu einer eigenen Familie erhoben.

Die an kalkfreiem Felsen befestigte Coccocarpia parmelioides (H. P. 7959) hat einen schwärzlich-grauen, schuppig bis fast krustig wirkenden Thallus. Auf der Unterseite findet sich ein Eriostratum - ein dickes, schwarzes Polster aus lockerhyphigen Anhangsorganen, mit Übergängen von Rhizohyphen und Rhizopten, die größtenteils fest mit dem steinigen Untergrund verklebt sind.
Die Anatomie von Thallus und Rhizopten zeigt der Schnitt auf Foto 28. Die dicken, dunkel pigmentierten Hyphen der Rhizopten verlaufen merkwürdig gradlinig und parallel[1] und sind nur leicht miteinander verklebt. Sie entspringen dem dichten unteren Plectenchym aus schräg verlaufenden, ± parallelen Hyphen, die man als eine Art Unterrinde ansehen kann.

Die Thalluslappen von Coccocarpia pellita (H. P. 7961) sind mit ihrem unterseitigen, schwärzlichen Eriostratum an Rinde befestigt. Die Rhizopten stehen bei dieser Art in ± konzentrischen Reihen, was an Randpartien besonders deutlich wird, wo die jungen, kürzeren Rhizopten noch nicht so stark verknäuelt sind wie im Zentrum (Fig. 135). Die kurzseptier-

[1] (dadurch unterscheiden sie sich deutlich von Pannaria-Rhizopten, jedoch auch durch ihre Kurzzelligkeit und ihren Ursprung in der unteren Rinde.

ten, oft ziemlich lang werdenden, parallelen Hyphen der Anahngsorgane (Foto 29) entsprechen denen von C. parmelioides; sie bilden ± lockere Gruppen. Die untere Rinde aus kurzen, schräglaufenden, stellenweise fast isodiametrischen Hyphen ist deutlicher von der Markschicht abgesetzt als bei der vorigen Art.

6) PANNARIACEAE

Bei Pannaria rubiginosa (H. P. 439) ist - wie bei vielen Arten dieser Gattung - das unterseitige schwarze Eriostratum sehr üppig entwickelt und schon von der Oberseite her wahrzunahmen (Fig. 138). Wie das Schnittfoto 31 zeigt, bestehen die einzelnen Rhizopten aus locker verdrillten Hyphen, die dem unteren, dunkel pigmentierten Teil des Markplectenchyms entspringen. Eine feste Unterrinde gibt es bei Pannaria nicht. Die dunklen, langzelligen Hyphen der Rhizopten sind alle plasmahaltig. Die Rhizopten sind oft sehr lang und aufgelockert und untereinander zu einem ganz unregelmäßigen Raum-Netz-Gewirr verbunden.

Bei Pannaria pityrea (H. P. 9828) bekommt der ± reduzierte, sorediöse Thallus durch das stark entwickelte Eriostratum einen Zusammenhalt. Die Unterseiten-Ansicht dieser Randlobe (Probe H. P. 4465) mit anhaftenden Moosästchen in Fig. 137 zeigt die "dichte Wolle" von Anhangsorganen. Von der ersten Probe ist auf Foto 30 ein Schnitt durch Thallus, Eriostratum und Substrat (Borke) wiedergegeben, der die Raumstruktur des Rhizopten-Gewirrs erkennen läßt. Das an kapillaren Hohlräumen reiche Eriostratum ist geeignet, wie ein Schwamm Wasser aufzunehmen, so daß es neben der Befestigung sicher noch eine Funktion im Wasserhaushalt dieser Flechten übernimmt.
HALE 1967, Plate 7 D, gibt ein Foto von Pannaria mariana mit bes. dickem Eriostratum wieder, das unter den dünnen Thallusblättchen regelrecht hervorwuchert.

Erioderma boreale (H. P. 1625: sehr kleine Probe) hat auf der hellen Markunterseite helle Haarbüschel, teilweise auch ein Gefilz aus dunklen Rhizopten, die an Fichtenrinde haften. - Die gesamte Oberseite und die Apothecienränder sind mit einem gleichmäßig dichten, feinen Haarbelag versehen.

Erioderma spec. (H. P. 7955) schließt ebenfalls mit der weißen Markschicht ab, aus der schwarze Rhizoptenbüschel von bis zu 0,5 mm Länge herauswachsen (Fig. 136). An einigen Stellen sind die Rhizopten auch dicht miteinander zu einem Eriostratum verfilzt und überspinnen mit ihren stark auffasernden hyalinen Enden das Substrat oder dringen mit lang auswachsenden Hyphen zwischen Borkenspalten ein.

Parmeliella pannosa (H. P. 9397 + 9057) bildet ein ähnlich dicht verfilztes Eriostratum aus wie manche Pannaria-Arten. Die kleinen, z. T. isolierten Thallusschuppen werden an ihrer Basis durch das gemeinsame dicke Rhizoptenpolster zusammengehalten. Das Eriostratum ist etwa 1 mm dick (stellenweise auch 2-3 mm), während die Thallusschuppen nur eine Dicke von ca. 0,02 mm erreichen.
Neben der Befestigungsfunktion ist die Bedeutung des Eriostratums für den Wasserhaushalt evident.

D. LAGERFORM UND ANHANGSORGANE - EIN KONVERGENZ-PHÄNOMEN BEI DEN FLECHTEN

Bei morphologischen Studien an Flechten läßt sich die Problematik nicht übersehen, die sich aus der besonderen symbiontischen Organisation der Lichenes ergibt.
Die Pilz-Algen-Symbiose der Flechten ist seit SCHWENDENERs Klärung (1860) bekannt. - Trotzdem wurden die Flechten lange Zeit als eigene Pflanzenklasse geführt (z. B. bei REINKE, ZAHLBRUCKNER, MATTICK), weil die Morphologie des Flechtenthallus in ihrer Anpassung an die Photosynthese sich nur aus dem Konsortium erklären läßt und von der rein pilzlichen Gestalt und Lebensweise ganz abweicht.
Gegenüber anderen Symbiose-Gemeinschaften zeichnen sich die Flechten durch eine lange gemeinsame Phylogenie mit reicher Artentfaltung und die daraus resultierende Gestaltanpassung aus.

Bereits für REINKE (1895) stand der polyphyletische Ursprung der Flechten außer Zweifel, ebenso, daß die "identischen Anpassungscharaktere" in polyphyletisch getrennten Reihen erworben wurden. Das mehrfache Wiederholen der verschiedenen Thallustypen läßt sich nur als biologisch-ökologische Anpassung der Konsortien interpretieren.
Nun bieten diese morphologischen Anpassungen systematisch wenig Aufschluß, da es sich ja um zahlreiche Konvergenzen handelt. Für das Auffinden natürlicher Flechtenverwandtschaften mußte die Verschiedenheit der pilzlichen Komponenten, die in den Fruchtkörpern zum Ausdruck kommt, beachtet werden.
Aus diesem Grunde erwies sich für die Flechtentaxonomen die Integration der Flechten ins Pilzsystem z. Zt. als am sinnvollsten (z. B. R. SANTESSON, POELT, vgl. auch die Einleitung von HENSSEN 1963 a); so daß die Flechten heute nicht mehr als systematische Einheit oder eigene Pflanzenklasse angesehen werden, sondern als biologische Einheit oder besondere ernährungsphysiologische Gruppe der Pilze. - Die Pilze der Ascolichenes sind irgendwo an der Basis der nichtlichenisierten Ascomyceten abzuleiten und haben ein System von eigenen Ordnungen. Flechtenpilze und -algen erhalten also ihre taxonomische Stellung in den üblichen Pilz- und Algensystemen. Damit ist die Analyse des Konsortiums vollzogen, die für den Taxonomen eine wichtige praktische Bedeutung hat.
Betrachtet man die Flechten in der Synthese ihrer Komponenten, bleibt eine ungelöste Problematik, die die Flechten "so schwierig und interessant macht". - Gerade durch ihre Doppelnatur kommt den Flechten eine Schlüsselstellung unter den Organismen zu, die zum Verständnis von Evolutionsprinzipien beitragen könnte.

Bei der Entwicklung der großen Organismenreiche spielte die Ernährungssituation eine fundamentale und richtungsweisende Rolle. Die Unterschiede von Pflanzen und Tieren lassen sich nur unter diesem Aspekt richtig verstehen.
Die Pflanzen als Assimilationswesen benutzen Licht als Energiequelle. Sie ragen in ihr Nahrungsmedium, das aus Luft und wässriger Lösung besteht, hinein. - Daraus erklärt sich ihre stationäre Lebensweise, die Entwicklung der funktionellen Oberfläche nach außen, die feste Zellwand, die Stickstoffökonomie u. a. grundsätzliche Charakteristika der pflanzlichen

Gestalt und Physiologie.
Beim Tier dagegen wird geformte Nahrung einverleibt in einen nahrungsaufschließenden Hohlraum, dadurch ergibt sich eine Entwicklung der funktionellen Oberfläche nach innen. Der Grundplan aller vielzelligen Tiere ist der eines Darmwesens. Im Zusammenhang damit steht die Beweglichkeit, die Polarität, der Organreichtum und die stärkere Durchspezialisierung der tierischen Organisation. - Tiere, die stationär geworden sind und aus einem Nahrungskontinuum leben, nehmen pflanzenartige Gestalt an (z.B. Korallen und Moostierchen), was ein gutes Beispiel für das Fundamentale der Ernährungssituation ist.

Neben Photosynthese und intestinaler Verdauung gibt es noch eine dritte verbreitete Ernährungssituation: die Absorption von organischen Nährstoffen durch die Körperoberfläche. - Diese sekundäre Ernährungsweise findet sich bei Parasiten und Saprophyten. Sie bedingt ebenfalls eine ganz charakteristische Funktionsgestalt: die des Fadens, der im Verhältnis zum Inhalt eine große Oberfläche hat. Diese Absorptionsgestalt, die mit einer weitgehenden Organreduktion verbunden ist, gibt es im Tierreich z.B. bei Eingeweideparasiten (den Bandwürmern fehlt sogar das tierische Kardinalorgan - der Darm)
Die Pilze sind eine umfangreiche Organismengruppe mit ausschließlich saprophytischer oder parasitischer Ernährungsweise. Sie bestehen meist aus Zellfäden, den Hyphen - sind also typische Absorptionsgestalten. Pilze haben nie Chloroplasten; ihre Zellwände enthalten in den meisten Fällen Chitin (diese stickstoffhaltige Gerüstsubstanz ist ein "Luxus", den sich nur Organismen mit organischer Ernährung leisten können).
Die Pilze haben gestaltlich und funktionell nichts mit der Organisation photosynthetischer Pflanzen zu tun. - Der einzige Grund, sie im Pflanzenreich zu führen, ist ihre vermutliche Abzweigung aus einer frühen pflanzlichen Entwicklungsstufe (vgl. STRASBURGER 1962, S. 7).

Neuerdings wird das Tier- und Pflanzenreich-System der Lebewesen zugunsten einer reicheren Gliederung aufgegeben. Der Amerikaner R.H. WHITTAKER z.B. schlägt eine Einteilung der Organismen in 5 Reiche vor, wobei einmal die Organisationsstufen (vielzellig + polyenergid, einzellig, prokaryotisch) zum anderen die Entwicklungsrichtungen nach den 3 Haupternährungsarten (Photosynthese, Absorption, innere Verdauung) zugrunde gelegt wurden. - In diesem System stellen die Pilze als Absorptionsorganismen mit zusammenhängenden Entwicklungswegen ein eigenes Reich dar.

Wie passen die Flechten in ein solches System? - Der phylogenetische Anschluß ihrer Partner an Pilz- und Algengruppen steht außer Frage; doch stellen die Flechtenpilze in der Symbiosegemeinschaft keine Absorptionswesen mehr dar, sondern erreichen sekundär die "pflanzliche" Organisation und bilden typische Assimilationsgestalten. - Der Funktionsgestalt "Hyphe" wird im Habitus und Plectenchymaufbau der Thalli eine neue Funktionsgestalt überlagert. In der "Lebensgemeinschaft Flechte" sind Assimilationswesen mit zusammenhängenden Entwicklungswegen entstanden; hieraus erklärt sich ihre spezielle Morphologie. Ihr systematischer Rang ist eine reine Definitionsfrage.
Durch folgende ungeklärte Hypothese möge die Schlüsselstellung der Flechten noch erhellt werden: Einige Zellorganellen (Mitochondrien und Chloro-

plasten) haben so spezielle Eigencharaktere (eigene DNS und Ribosomen, doppelte Membran), daß sie z. Zt. als intrazelluläre prokaryotische Mikroorganismen diskutiert werden. So ist es nicht ausgeschlossen, daß die Entfaltung chloroplastenführender Pflanzen auf einem frühen Symbioseverhältnis (!) basiert. - Die Phycomyceten-Flechte Geosiphon pyriforme mit phagocytierten Blaualgen gilt als Vergleichsmodell, da auch hier um die Nostoczellen eine Membran ähnlich dem Plasmolemma des Pilzes vorhanden ist.
Diese allgemeine Betrachtung über die entwicklungsbestimmende Bedeutung einer Haupternährungssituation sollte zeigen, daß die Flechten - indem sie ernährungsphysiologisch grundsätzlich von den Pilzen abweichen - aus dem Pilzsystem herausfallen.
Die zahlreichen gestaltlichen Parallelentwicklungen - die Flechten bilden nicht nur homologe Konvergenzen bei ihren verschiedenen Verwandtschaftsgruppen, sondern auch analoge Konvergenzen zu verschiedenen Formen chloroplastenführender Pflanzen - sind deshalb nicht verwunderlich.
Bereits die polyenergide Phycomycetenflechte Geosiphon pyriforme zeigt eine verblüffende Form-Ähnlichkeit mit der vielkernigen Chrysophyta-Alge Botrydium granulatum.
Bei den Ascomyceten-Flechten findet sich in der Mehrzahl der Arten die Form der Kruste, d.i. die einfachste Art der flächigen Anordnung von chlorophyllführenden Elementen in enger Anschmiegung an ein Substrat. Krustige Überzüge bilden z. B. auch landbewohnende Algen. Es ist anzunehmen, daß diese Form das Primäre in der Flechtenentwicklung darstellt.

Die Blattform - vielfach bei Flechten erreicht - gehört zu den verbreitetsten Anpassungsbildungen von grünen Pflanzen. Auch die Strauchgestalt ist bei assimilierenden Pflanzen verbreitet.
Es handelt sich in all' diesen Fällen um Variationen von Assimilationsgestalten in spezieller Anpassung an die besondere Standortsökologie. - So spielen bei Flechten die besonderen Anforderungen des Wasserhaushalts eine große Rolle, dabei u. a. die Nutzung von Tau- und Tropfwasser und von dampfförmigem Wasser. Die an Nebelbefeuchtung angepaßten Bartflechten zeigen z. B. eine erstaunliche habituelle Konvergenz mit einigen ebenfalls "dieser Situation gewachsenen" Bromelien.

Unter dieser Sicht muß man auch die Flechtenanhangsorgane richtig deuten: als Anpassungen an die jeweilige Thallusform und Ökologie der Flechte. - Mit der Blattform ist ein Abheben vom Untergrund und Befestigen an nur wenigen Punkten verbunden. Viele Strauchformen, speziell die Bartflechten, sind "zweckmäßig" mit wenigen kräftigen Haftscheiben befestigt. - Cilien und Haare stehen im Dienste des Wasserhaushalts; sie sind den Oberflächenstrukturen auf Blättern höherer Pflanzen vergleichbar, die nachweislich zum Auffangen und Aufnehmen größerer Taumengen befähigt sind (vgl. J. STEPHAN 1972).

Theoretische Schwierigkeiten macht bei den Flechten auch die Individuen- und Art-Definition: Oft ging man davon aus, daß bei den meisten Flechten der Pilz den überwiegenden Anteil des Thallus bildet und deshalb den formbestimmenden und artspezifischen Faktor der Flechte darstellt. Die Algen wurden + als "Sklaven" des Pilzes gedeutet ("Helotismus"). - Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß eine solche Deutung an der Problema-

tik der Flechten vorbeigehen muß. - Die Algen haben in der Flechte Organfunktion, und zwar die von "extrazellulären Chloroplasten". Sie bestimmen in jedem Falle Form und Lebensweise der Flechte, gleichgültig, welchen mengenmäßigen Anteil der Pilz hat. - Der Pilz baut die Gestalt auf; aber es ist keine Pilzgestalt, sondern eine Assimilationsgestalt. Algen und Pilz bilden in der Flechte eine so geschlossene biologische Einheit, daß man sie als e i n e n "Symbiose-Organismus" sehen muß. Man sollte einer Flechte als Ganzem eine Individualität zusprechen, auch wenn ihre "Organe" aus ganz verschiedenen Organismenreichen stammen. Die Organisation der Flechte geht in dieser komplexen Individualität über die sonst als Symbiose beschriebenen Lebensgemeinschaften weit hinaus.
Da der Pilz durch seine Fruchtkörperbildung am ehesten Aufschluß für eine natürliche Flechtensystematik gibt, ist man geneigt, ihm allein die Artspezifität zuzuschreiben. - Dabei sollte man, wie gesagt, nicht übersehen, daß die spezifischen vegetativen Merkmale, wie auch der besondere Chemismus der Flechten durch die Lebensgemeinschaft erst zustande kommen. (Bei Flechten läßt sich die Art vielfach auch ohne Fruchtkörper bestimmen, was nach dem vegetativen Teil von Pilzen allein - dem Mycel - nicht möglich wäre). Man bestimmt bei der Identifizierung nach Fruchtkörpern also nur die Pilzart, was mit der Flechtenart so gut wie immer übereinstimmt, jedoch nicht dasselbe ist [1]. Umgekehrt bestimmt man nach der vegetativen oder chemischen Schlüsselung de facto die Flechtenart und schließt daraus auf die Pilzart.

Man denke sich die Situation, die Pilze seien ausgestorben, und rezent seien nur noch fruchtkörperlose Flechten vorhanden, die sich rein vegetativ vermehrten: Eine natürliche Gliederung der Flechten sollte nach rein morphologisch-anatomischen Gesichtspunkten erfolgen - es wäre ein mühsames und kaum sehr erfolgreiches Unterfangen.
Die Anatomie der Flechten zeigt eine gewisse organisatorische Einförmigkeit, die durch die monotone Grundeinheit Hyphe bedingt ist. Daraus ergeben sich strukturelle Ähnlichkeiten, ohne daß enge verwandtschaftliche Zusammenhänge vorliegen.
So treten die verschiedenen Plectenchymtypen, Para-, Proso-, Palisadenplectenchym usw., unabhängig in systematisch ganz verschiedenen Flechtengruppen auf. - Allerdings sind diese Merkmale artkonstant und für engere Kategorien spezifisch.
Ebenso verhält es sich mit der äußeren Gestalt und im Zusammenhang damit mit den Anhangsorganen. Der Bauplan "Flechte" ist vorwiegend eine Funktionsgestalt, deshalb sind bestimmte morphologische Prinzipien mehrmals unabhängig verwirklicht worden (s. oben).
Glücklicherweise ist bei den Flechtenpilzen ein Anschluß ans Pilzsystem aufgezeigt, und für eine natürliche Anordnung können in vielen Fällen generative Merkmale herangezogen werden, so daß das Flechtensystem nicht erst nach morphologischen Homologieschlüssen aufgebaut werden muß. In meiner Untersuchung von Anhangsorganen konnte ich mich auf ein System stützen, das eine z. Zt. bestmögliche Gruppierung darstellt. Sicher-

---

[1] Wie mir bekannt ist, wird z. Zt. in Australien von Peter JAMES ein Fall untersucht, bei dem eventuell dieselbe Pilzart mit verschiedenen Algen verschiedene Flechtenarten von ganz unterschiedlichem Habitus bildet.

lich werden in Zukunft manche Änderungen nötig sein; aber die großen Gruppen stehen wohl einigermaßen fest. - Da an dem polyphyletischen Ursprung der verschiedenen Flechtengruppen kein Zweifel besteht, ist auch die Deutung der Anhangsorgane als Homologa bzw. Analoga meist schon vorgezeichnet.

Von den rund 500 Flechtengattungen mit ca. 20 000 Arten haben etwa 100 Gattungen Anhangsorgane.[1] (Für diese Arbeit wurden 110 Arten aus 46 Gattungen untersucht. Die Hauptmasse der Flechten findet sich bei den Lecanorales (ca. 16 000 Arten), wo auch eine besondere Mannigfaltigkeit von Anhangsorganen entwickelt wurde.
Man nimmt an, daß die Lecanorales "an ihrer Basis irgendwie zusammenhängen", so daß ein gewisser Pool von gemeinsamen Erbanlagen denkbar ist. Doch gehen die heterogenen Gruppen dieser Ordnung sicher auf eine sehr lange zurückliegende Aufspaltung zurück. Die Höherentwicklung der Wuchsform hat bei den einzelnen Gruppen unabhängig stattgefunden. Blatt- und Strauchformen mit ihren speziellen Anhangsorganen finden sich als Konvergenzen in verschiedenen Entwicklungslinien. Sie stehen krustigen Entwicklungsstufen jeweils näher als anderen blatt- und strauchförmigen Verwandtschaftskomplexen. Der Besitz von Anhangsorganen ist grundsätzlich als abgeleitetes Merkmal zu werten.

Einen Überblick über die systematische Verteilung der Anhangsorgane geben die Tabellen 2 + 3 (in einer Zusammenstellung der Familien und Wuchsformen) und eine anschließende Gattungsliste.

Die wichtigsten Flechtengattungen mit Anhangsorganen [2](
(System nach J. POELT, Manuskript 1972) [3](

Abkürzungen: Anhangsorgane

1)	Rhstr:	Rhizinenstränge	Besondere Bildungen, jedoch keine Anhangsorgane:
2)	Rhyf :	Rhizohyphenfilz	Sp: Spongiostratum
3)	Ha :	Haare	P : Pilema
4)	Rhy :	Rhizohyphen	V : Venen
5)	Rpt :	Rhizopten	
6)	E :	Eriostratum	
7)	H :	Hafter	
8)	R-Rh:	Rinden-Rhizinen	o : oberseits
9)	M-Rh:	Mark-Rhizinen	u : unterseits
10)	rM-Rh:	berindete Mark-Rhizinen	m : marginal
11)	U :	Umbilicus, Nabel	ap: apothecial
12)	Rhm :	Rhizinomorphen	(Zahl): Artenzahl

[1](Bei nichtlichenisierten Pilzen sind Anhangsorgane (am basalen Teil von Fruchtkörpern) eine große Ausnahme: "Rhizoiden" wurden z. B. bei der Gattung Rhizina (Wurzel-Lorchel), bei Coprinus stercorarius, Sclerotinia urnula und Psathyrella disseminata beschrieben. Wie mir POELT mitteilte, gibt es auch bei vielen Gastromyceten Stränge.

[2](Vielfach kommen die für eine Gattung angegebenen Organe nur bei einem Teil der Arten vor.

[3](Das vollständige Verzeichnis mit Autorennamen ist der Arbeit von POELT zu entnehmen.

Abkürzungen (Fortsetzung):

13) C : Cilien
14) Hs : Haftscheibe
15) Hpt : Hapteren
16) Lrh : Lichenothizen, nicht genauer definiert, in der Literatur mit "Rhizinen" benannt.
(...) : nach Literaturangabe

Ordnung III. VERRUCARIALES

1) Verrucariaceae

a) Verrucarioides: Dermatocarpon (80): (Rhyf), U, Rhm / Leucocarpia (1)/ Placidiopsis (10) / Polyblastia (120)/ Sarcopyrenia (1)/ Thelidium (100)/ Trimmatothele (5)/ Verrucaria (300).

b) Staurotheloideae: Endocarpon (30): (Rhstr)/ Staurothele (40).

Ordnung VII. GRAPHIDALES

3) Asterothyriaceae (epiphylle Gattungen)

Asterothyrium (8)/ Calenia (10): (C)/ Echinoplaca (97): (C)/ Gyalectidium (3): (C)/ Psorotheciopsis (3)/ Tricharia (8): C.

Ordnung VIII. LECANORALES

A) LICHININEAE

1) Lichinaceae

Anema (7): U / Calotrichopsis (3)/ Ephebe (12)/ Gloeoheppia (1)/ Gonohymenia (8)/ Lemmopsis (10)/ Lempholemma (30): (Lrh), (U)/ Lichina (7)/ Lichinella (3)/ Lichinodium (3)/ Phylliscidium (1): (U)/ Phylliscum (6): (U)/ Peccania (9): (Lrh), (? U)/ Poroscyphus (7)/ Psorotichia (50)/ Pterygiopsis (2)/ Pyrenopsidium (8)/ Pyrenopsis (40)/ Rechingera (1)/ Synalissa (5): (Lrh)/ Thermutis (1)/ Thyrea (20): U / Zahlbrucknerella (2).

2) Heppiaceae

Heppia (50)/ Peltula (18): (U).

B) PELTIGERINEAE

1) Placynthiaceae

Epiphloea (1)/ Koerberia (2): (Lrh)/ Massalongia (2): (Lrh, ? Rhy)/ Moelleropsis (1)/ Placynthium (25)/ Polychidium (5)/ Psoroma (35): ap Ha, (Lrh)/ Steinera (1) / Vestergrenopsis (2).

2) Peltigeraceae

Hydrothyria (2): u Ha, U, V / Peltigera (30): Vstr, o Ha, Rpt, P, V/ Solorina (10): Rpt, P, (V).

3) Nephromataceae

Nephroma (35): u Ha, Rhy, Rpt, cf. H, R-Rh, rM-Rh.

4) Lobariaceae

Lobaria (80): (o) + u Ha, rM-Rh, V/ Pseudocyphellaria (200): (Lrh), (Ha)/ Sticta (200): (? Rhstr), u Ha, Rhy, rM-Rh.

C) WEITERE FAMILIEN DER LECANORALES s. ampl., mit Blaualgen, die nicht sinnvoll eingeordnet werden konnten.

1) Collemataceae

Collema (50): Ha, Rhy, Rpt / Homothecium (3): (Lrh)/ Leciophysma (2)/ Leightoniella (1)/ Leptogium (150): o + u + ap Ha, Rhy/ Physma (10): (Lrh)/ Ramalodium (3).

2) Coccocarpiaceae

Coccocarpia (25): Rpt, E/ Spilonema (4): (Rhy).

3) Pannariaceae

Erioderma (16): o Ha, Rpt, E / Pannaria (80): (m + ap Ha), Rhy, Rpt, E/ Parmeliella (50): (ap Ha), Rpt, E.

4) Arctomiaceae

Arctomia (2).

D) LECANORINEAE

1) Lecideaceae

Aglaothecium (1)/ Bacidia (400): (ap Ha) / Byssolecania (2)/ Byssoloma (6)/ Catillaria (300): (Hs)/ Crocynia (20)/ Lasioloma (4)/ Lecidea (800): (Rhstr), (Rhyf)/ Lecidella (30) / Lopadium (70): (ap Ha)/ Megalospora (50)/ Mycoblastus (9)/ Phyllopsora (35): (Lrh)/ Psorella (14)/ Rhizocarpon (200)/ Sporopodium (9)/ Tapellaria (8)/ Toninia (80): (Rhstr), (Rhyf).

2) Lecanoraceae

Haematomma (30)/ Lecania (90)/ Lecanora (400): U / Physcidia (2)/ Solenopsora (13)/ Squamarina (18): (Rhstr), (Rhyf).

3) Aspiciliaceae

Aspicilia (100): (U)/ Hymenelia (2)/ Ionaspis (25)/ Lecanorella (1).

4) Hypogymniaceae

Cavernularia (2)/ Hypogymnia (40): H / Menegazzia (30)/ Pseudevernia (4): (Lrh).

5) Parmeliaceae

Asahinea (3)/ Cetraria (45): R-Rh, ? rM-Rh, C, Hpt/ Cetrelia (14): R-Rh/ Omphalodium (3): U, Rhm, C / Pannoparmelia (5): rM-Rh, Sp / Parmelia (550): o + ap Ha, R-Rh, C, Hs/ Parmeliopsis (7) : (Lrh)/ Platismatia (10): R-Rh.

6) Usneaceae

Alectoria (40): Hs, Hpt/ Bryopogon (60): (Hs)/ Cornicularia (16)/ Dactylina (10)/ Evernia (6): (Hs), (Hpt)/ Everniopsis (1): (Hs)/ Himantormia (1)/ Letharia (2): (Hs)/ Neuropogon (10)/ Oropogon (4): (Hs)/ Usnea (600): Hs/ Sulcaria (2).

7) Ramalinaceae

Desmarziera (13): (Hs)/ Ramalina (200): (Hs)/ Ramalinopsis (1)/ Speerschneidera (1).

8) Anziaceae

Anzia (28): M-Rh, Sp.

E) CLADONIINEAE

1) Stereocaulaceae

Agropsis (1)/ Compsocladium (1)/ Pilophorus (10)/ Stereocaulon (100): Hs.

2) Cladoniaceae

Cladia (5)/ Cladonia (300): Rhstr, Rpt, Hpt, P/ Cladoniopsis (1)/ Glossodium (2)/ Gymnoderma (1)/ Heteromyces (1): (? Rpt)/ Neophyllis (1)/ Pycnothelia (1)/ Sphaerophoropsis (2)/ Thysanothecium (4)/ ----

Heterodea (1): Rpt, P.

3) Baeomycetaceae

Baeomyces (44)/ Icmadophila (2).

4) Siphulaceae

Endocena (1)/ Siphula (25): (Rhstr)/ Thamnolia (2): (Lrh), (Hpt).

F) UMBILICARIINEAE

Lasallia (8): U / Umbilicaria (45): U, Rhm, C.

G) ACAROSPORINEAE

1) Acarosporaceae

Acarospora (300): (U)/ Ahlesia (3)/ Biatorella (50)/ Glypholecia (1): (U)/ Maronea (13)/ Maronella (1)/ Sarcogyne (30)/ Sporastatia (4)/ Thelocarpon (12).

H) PERTUSARIINEAE

1) Pertusariaceae

Coccotrema (6)/ Melanaria (15)/ Ochrolechia (40)/ Pertusaria (250)/ Varicellaria (3).

I) BUELLIINEAE

1) Candelariaceae

Candelaria (7): R-Rh/ Candelariella (40)/ Candelina (2): (H)/ Placomaronea (1): (U).

2) Teloschistaceae

Brigantiaea (?)/ Caloplaca (450): (Rhstr)/ Fulgensia (10): (Rhyf)/ Protoblastenia (11): (Rhstr)/ Teloschistes (30): (Ha), C, (Hs)/ Xanthopeltis (1): U/ Xanthoria (15): (H), R-Rh.

3) Physciaceae

Anaptychia (9): o Ha, R-Rh, C / Buellia (600): Rhstr/ Buelliastrum (2)/ Dimelaena (3)/ Diploicia (1)/ Heterodermia (60): C/ Orphniospora (1)/ Physcia (150): (? Ha), R-Rh, (C)/ Physciopsis (5): ? R-Rh/ Physconia (15): R-Rh/ Pyxine (35): R-Rh/ Rinodina (200)/ Tornabenia (2): (Ha).

4) Dermatiscaceae

Dermatiscum (1): U .

Welche Spezifität haben bestimmte Typen von Anhangsorganen? Können sie dem Lichenologen für Bestimmungszwecke dienen als leicht zugängliche, d.h. bei Lupenbetrachtung erkennbare Merkmale, die Aufschluß auf Familie, Gattung oder Art einer Probe geben? - Sind sie nach Schnittuntersuchungen für den Taxonomen brauchbar?

Einmal sieht man aus der systematischen Übersicht, daß eine Probe mit Anhangsorganen mit ziemlicher Sicherheit zur Ordnung Lecanorales gehört. Die wenigen Ausnahmen sind leicht zu erkennen. Das sind die strauchigen Roccellaceae mit Haftscheiben und einige epiphylle tropische Gattungen der Asterothyriaceae mit oberseitigen Cilien; Verwechslungsmöglichkeiten dürften höchstens einige Dermatocarpon- und Endocarpon-Arten bieten; doch ist die Zahl der Anhangsorgane hier so gering, daß man sich diese Ausnahmen schon merken kann.

Durch die stärkere Gliederung des früheren Rhizinenbegriffs kann man eine deutliche Gruppenspezifität verschiedener Typen von Anhangsorganen erkennen. - So herrschen bei den Blaualgenflechten Anhangsorgane aus ± lockeren Einzelhyphen (3, 4, 5) vor. - Cilien, Haftscheiben und Hapteren, die vorwiegend für Strauchflechten typisch sind, fehlen diesen großen Laubflechten ganz. Vereinzelt treten auch berindete Mark-Rhizinen (10) auf. - Das Verschmelzen der Hyphenwände in den Rhizinen kann man wahrscheinlich gegenüber den lockeren Hyphenbüscheln als einen mehr abgeleiteten Zustand ansehen.
Rhizopten (5), die äußerlich denen von Peltigera-Arten ähneln, findet man noch bei den Cladoniaceen, wo es sich eindeutig um eine Analogie handelt.

Rinden-Rhizinen (8) sind in parallelen Entwicklungslinien bei den Parmeliaceen und Buelliineae hervorgebracht, die auch sonst eine ganz ähnliche Kombination von Anhangsorganen haben. - Die sehr zarten, hyalinen Rinden-Rhizinen der Candelaria wirken wie kongenital verwachsene Rhizohyphen und sind sicher in einer eigenen Entwicklunglinie entstanden. - Bei den Nephromataceen stellen Rinden-Rhizinen, die dort als ganz kurze Haftorgane Haftern ähnlich sind, nur eine Entwicklungsstufe dar.

Rhizinenstränge (1) und Rhizohyphenfilz (2) finden sich als analoge Gebilde in ganz verschiedenen Gruppen. Sie sind ± an die schuppenförmige (placodiale) Entwicklungsstufe gebunden. Allerdings gibt es Rhizinenstränge auch bei einigen strauchförmigen Flechten. Ausschlaggebend für die Entwicklung derartiger hochdifferenzierter wurzelähnlicher Anhangsorgane scheint die Anpassung an eine ganz bestimmte Ökologie (Erd- und Spaltenbewohner) zu sein.
Eine der verbreitetsten Konvergenzerscheinungen bei den Flechten ist die genabelte Form (11).
Rhizinomorphen (12) gibt es vorwiegend bei Umbilicaria, sonst nur noch bei Omphalodium und wenigen Dermatocarpon-Arten.
Cilien (13) sind typisch für einige Strauchformen, kommen jedoch auch bei einigen abgeleiteten Blattflechten vor. Sie treten vorwiegend bei Gruppen auf, wo es mindestens bei verwandten Arten oder Gattungen Rinden-Rhizinen gibt. Ausnahmen sind die schon erwähnten epiphyllen Asterothyreaceen--Gattungen und bei den Lecanorales die Umbilicariaceae. Bei letzteren handelt es sich allerdings nur um einen Fall, und zwar eine var. von Umbilicaria cylindrica, die algenfreie Thallusauszipfelungen besitzt; diese fallen zwar unter die Ciliendefinition, stimmen jedoch mit den Cilien der anderen Gruppen nicht überein.
Haftscheiben (14), mehrmals analog hervorgebracht, sind die Charakteristika der großen Strauchflechtenfamilien.
Von allen Typen der Anhangsorgane - mögen sie auch für einzelne Gruppen besonders charakteristisch sein - gibt es ± viele Parallelentwicklungen. So lassen sie sich systematisch nur in Kombination mit anderen Merkmalen verwerten. Außerdem ist es günstig, z. B. für engere Kategorien, neben dem Typ noch kleine morphologische Besonderheiten zu berücksichtigen (s. Fig. 2), auf die ich bei den behandelten Flechtengattungen auch einzugehen versuchte. Als Ergänzung zu anderen Merkmalen dürften Anhangsorgane sowohl für Bestimmungszwecke als auch zur Lösung taxonomischer Probleme aufschlußreich sein.

E. WASSERAUFNAHME

Zum Thema Wasseraufnahme durch Flechten und im Zusammenhang damit durch Anhangsorgane liegen von meiner Seite nur ein paar Benetzungsversuche vor, die bei den jeweils untersuchten Arten erwähnt wurden. - Die Wasseraufnahme durch Rhizinen ist keine Wasserleitung aus dem Substrat wie bei Wurzeln; sondern durch eine Vergrößerung der benetzbaren Oberfläche können sie zu einer besseren und schnelleren Durchfeuchtung des Thallus beitragen. Die Rhizinomorphen peltater Thalli scheinen vorwiegend diese Aufgabe zu haben. Die Rhizohyphen, Rhizopten und das Spongiostratum kann man sicher als "kapillare Wasserfänger" ansehen. - So ist bei vielen Blattflechten durch eine + - Produktion von Lichenorhizen nicht nur die Anheftung gesichert, sondern es wird zusätzlich oft noch eine "feuchte Kammer" zwischen Thallus und Substrat geschaffen, in der sich eingedrungenes Regenwasser lange halten kann (vgl. BACHMANN 1917). Cilien und Haare, die normalerweise nicht der Anheftung dienen, stellen gute Taufänger dar.

Zum Mechanismus der Wasseraufnahme sei auf die in der Literatur bisher zusammengestellten Ergebnisse verwiesen, die allerdings noch viele Fragen offen lassen:
FÜNFSTÜCK (1926, S. 26), GOEBEL (1926), STOCKER (1927 + 1956), TOBLER (1934, S. 28-30), STÅLFELD (1960), SMITH (1962), LANGE (1969).

Wie D. C. SMITH (1962, S. 541-542) sagt, wird die Wasserabsorption bei den Flechten hauptsächlich als physikalischer und nicht als metabolischer Prozeß aufgefaßt. Der Mechanismus, durch den das Wasser von der Rinde in die inneren Gewebe gelangt, ist nicht bekannt. Die Problematik der Wasserleitung bei Flechten wäre erst durch Feinstrukturanalyse der Hyphen, speziell der Hyphenwände zu klären.

ZUSAMMENFASSUNG

1. a) Anhangsorgane sind algenfreie, d.h. vom Flechtenpilz allein gebildete Thallusfortsätze.
b) Diese sind bei blatt- und strauchförmigen Flechten weit verbreitet und in den verschiedenen Entwicklungslinien mehrmals unabhängig hervorgebracht worden.
c) In den Hyphen der meisten untersuchten Anhangsorgane war mit Plasmafarbstoffen Zellinhalt nachzuweisen (s. Methoden).

2. Im Kapitel TERMINOLOGIE wurden die verschiedenen Anhangsorgane definiert. - Etwa 15 verschiedene Begriffe waren nötig, um der bei Flechten vorkommenden Mannigfaltigkeit einigermaßen gerecht zu werden (s. Tab. 1 und Tab. 2 + 3). Die Plectenchymtypen sind in Fig. 1, die morphologische Terminologie in Fig. 2 illustriert.

3. Die Familie Parmeliaceae zeigt einen besonderen Reichtum an Anhangsorganen (etwa 8 verschiedene). Bei den Rhizinen dieser Familie handelt es sich, bis auf wenige Ausnahmen, um Rinden-Rhizinen (Fig. 5-7), die sonst nur noch bei den Buelliineae vorkommen.
a) Bei der Gattung Parmelia sind bestimmte Muster und Verzweigungs-

formen von Rhizinen (Fig. 4 + 8-25), sowie das Vorkommen von Cilien (Fig. 3 + 26) an ganz bestimmte Subgenera oder Sectionen gebunden. In den verschiedenen Untergattungen finden sich Reduktionsreihen von vielen zu wenigen Rhizinen. - Die beiden strauchigen cf. Parmelia-Arten (P. minuscula + P. pubescens) sind mit Haftscheiben befestigt (Fig. 28-30). Ein Vergleich mit diversen anderen Strauchflechten schließt sich an.
b) Die noch nicht sicher umrissene Gattung Omphalodium ist durch die Befestigung mit einem Nabel charakterisiert. Außerdem kommen z. T. Rhizinomorphen, Cilien und Durchlüftungswarzen (Aerocyrten) vor (Fig. 33-44).
c) Cetraria hat wenige, ± auf die Anheftungsfunktion beschränkte Rhizinen bei den Blattformen (Fig. 45, 48, 51) - und Cilien und Hapteren bei den strauchigen Wuchsformen (Fig. 52-59).
d) Cetrelia und Platismatia haben ebenfalls nur spärliche, funktionsgebundene Rinden-Rhizinen (Fig. 60-63).
e) Die seltene Blattflechte Pannoparmelia anzioides ist mit berindeten Mark-Rhizinen befestigt und zeigt auf der Unterseite ein auffälliges Schwammpolster (Spongiostratum) (Fig. 64-68 + Foto 5-7), das ein Gebilde der unteren Rinde ist und im Dienste des Wasserhaushalts steht. Die Elemente des Spongiostratums bestehen aus dicken, blasig strukturierten Hyphen (Blasensträngen), s. deren Entwicklung in Fig. 64.

4. Anziaceae sind Blattflechten, die mit kräftigen Mark-Rhizinen am Substrat befestigt sind. Sie sind ebenfalls durch ein unterseitiges Spongiostratum charakterisiert, das im Gegensatz zu Pannoparmelia kontinuierlich aus dem Mark hervorgeht und sich aus dicken, aber glatten, einzellreihigen Hyphen zusammensetzt (Fig. 69-82).

5. Cladoniineae: Bei dem schuppen- bis blattförmigen Thallus horizontalis von Cladonia-Arten finden sich Rhizinenstränge (Fig. 85) oder Rhizopten (Fig. 87-89) als Befestigungsorgane. Die strauchigen Gebilde des Thallus verticalis zeigen oft Hapteren (Fig. 83-84).
Die noch nicht sicher eingeordnete Heterodea muelleri hat einen blatt- bis strauchförmigen, dorsiventralen Thallus, der mit Rhizopten, z. T. auch mit der sehr lockeren Markschicht (Pilema) befestigt ist (Fig. 90-91).
Die Gattung Siphula hat strauchige Thalli, die mit Rhizinensträngen im ± lockeren Substrat "wurzeln".

6. Nabelflechten gibt es als Konvergenzerscheinungen in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen (von denen sich im Kap. IV/ 3 eine Zusammenstellung findet , vgl. Fig. 92, 93, 100, 104, 105).
Bei der Familie Umbilicariaceae sind sämtliche Arten mit einem Nabel befestigt. Bei der Gattung Umbilicaria haben etwa 70 % der Arten auf der Unterseite markhaltige Rhizinomorphen (Fig. 94-97, Foto 8-15). Als mögliche Funktion wird eine gute Benetzbarkeit durch starke Oberflächenvergrößerung und ein Spannungsausgleich beim Quellen und Entquellen des Thallus angenommen.

7. Die Unterordnung Buelliineae hat ein ähnliches Repertoire von Anhangsorganen wie die Parmeliaceae; was jedoch als reine Konvergenz anzusehen ist, da die beiden Gruppen sonst verwandtschaftlich weit auseinanderstehen.
a) Die Gattung Candelaria besitzt sehr dünne, aus nur leicht miteinander verklebten Hyphenreihen bestehende Rinden-Rhizinen, die anatomisch keine

Ähnlichkeit mit den Rinden-Rhizinen von Parmelia zeigen (Fig. 106).
b) Bei Teloschistes gibt es Cilien an den Loben- und Apothecienrändern (Fig. 107 + 108).
c) Bei der Gattung Xanthoria gibt es neben Haftern Rinden-Rhizinen, die anatomisch denen von Parmelia und denen der Physciaceae ähnlich sind. Es ist nicht sicher, ob es sich bei dieser Gattung erst um eine Entfaltung oder bereits um eine Reduktionsreihe von Rhizinen handelt.
d) Physciaceae
Bei Anaptychia kommen strauchige Arten mit Randcilien (Fig. 114) und blattförmige mit unterseitigen Rinden-Rhizinen vor (Fig. 115, Foto 18). Zwei Arten dieser Gattung haben auf der Oberseite Haare (Fig. 113).
Bei der strauchigen Heterodermia gibt es ± lange Randcilien, die wie alle Cilien ideale Taufänger darstellen (Fig. 117).
Die blattförmigen Physcia-Arten sind mit Rinden-Rhizinen angeheftet (Fig. 109-111), ebenso Pyxine und Physconia. Bei der letzten Gattung haben die meisten Arten Pfeifenputzer-Rhizinen (Fig. 118); bei diesen Rhizinen lösen sich in regelmäßigen Abständen dünne Hyphenbündel rechtwinklig aus dem ± lockeren Verband.
Physciopsis hat keinen deutlichen Rindenabschluß, so daß die Einteilung der Rhizinen als Mark- oder Rindengebilde nicht klar ist. Ihr Aufbau entspricht jedoch den Rinden-Rhizinen von Physcia (Foto 16).

8. Peltigerineae
In dieser Verwandtschaftsgruppe von Blaualgenflechten bestehen die Anheftungsorgane vorwiegend aus sehr lockeren Hyphenbüscheln und Einzelhyphen, es sind also Rhizopten und Rhizohyphen.
Rhizopten, die dem lockeren Mark entspringen, finden sich bei Peltigera (Fig. 120) und Solorina.
Nephroma, Lobaria und Sticta haben neben berindeten Markrhizinen auch Rhizohyphen oder Haare (Fig. 125-131, Foto 19, 21, 22, 23, 26).
Bei Nephroma gibt es Rinden-Rhizinen als vorübergehendes Entwicklungsstadium.
Die schildförmige Peltigera venosa ist mit einem zentralen Venenstrang befestigt (Fig. 122). Die aquatische Hydrothyria venosa hat einen Nabel, der ebenfalls aus zusammenlaufenden Venen besteht, und außerdem unterseitige Haare (Fig. 123, 124).

9. Auch bei den übrigen, noch nicht sicher eingeordneten Blaualgenflechten findet man ± aus Einzelhyphen bestehende Anhangsorgane. Rhizopten und Rhizohyphen gibt es bei Collema (Fig. 134, Foto 27).
Leptogium hat "ringsherum" Haare, die unterseits auch zu Rhizohyphen auswachsen.
Das systematisch noch nicht geklärte Leptochidium albociliatum hat borstig-starre, plasmaleere Haare und an den Stellen der Anheftung lange, plasmahaltige Rhizohyphen (Fig. 139 + 140, Foto 24 + 25), die einem Pseudocortex, ähnlich dem von Collema, entspringen.
Bei Coccocarpia, Pannaria, Erioderma und Parmeliella treten die Rhizopten zu einem ± zusammenhängenden Eriostratum zusammen (Fig. 135-138), das sicher neben der Anheftung noch eine Funktion im Wasserhaushalt übernimmt. In der feineren Anatomie dieser Anhangsorgane bestehen zwischen Coccocarpia und den anderen Gattungen einige Unterschiede (Foto 28-31).

SUMMARY

1. a) Appendix-organs are thallus-outgrowths built by the lichen fungus and are free of algae.
b) These are common in foliose and fruticose lichens and have developped independently in diverse systematical groups of lichens.
c) Most appendix-organs have plasma in their hyphae, which becomes visible by special colours (see methods).

2. In chapter TERMINOLOGY you find definitions for these diverse appendix-organs. About 15 different terms have to be used to explain the variety of these organs (s. Tab. 1 + 2 + 3). The types of plectenchym are shown in Fig. 1, the morphological terminology in Fig. 2.

3. In family Parmeliaceae about 8 various forms of appendix-organs are found. The rhizines are mainly cortex-rhizines. Besides that only in Buelliineae one finds this typ of rhizines, too.
a) In genus Parmelia rhizines in certain patterns and branching forms (Fig. 4 + 8-25) or cilia (Fig. 3 + 26) are characteristic for special subgenera or sections. Most subgenera have reduction-series from a great many to few rhizines. The two fruticose cf. Parmelia-species (P. minuscula and P. pubescens) have fixation-discs (Fig. 28-30). I have compared these to several other fruticose lichens.
b) Genus Omphalodium is not yet very certain in its composition of species. It is characterized by an umbilicus. Moreover rhizinomorphes, cilia and aerocyrtes can occur (Fig. 33-44).
c) Foliose Cetraria have sparse rhizines which are attached to the substratum (Fig. 45, 48-51) - fruticose Cetraria have cilia and hapteres (Fig. 52-59).
d) Cetrelia and Platismatia have sparse and mostly attached cortex-rhizines (Fig. 60-63).
e) The rare foliose lichen Pannoparmelia anzioides is attached by corticated medulla-rhizines. It has a remarkable spongiostratum on the lower surface (Fig. 64-68 + Foto 5-7), which is built by the lower cortex and serves for water absorption. The single elements of spongiostratum are thick hyphae with bubble-like structures (bubble-ropes), their development is shown in Fig. 64.

4. Anziaceae are foliose lichens which are attached to the substratum by coarse medulla-rhizines. They have a spongiostratum, too. This originates - in contrary to Pannoparmelia - continuously from the medulla and is built by thick but smooth single-row hyphae (Fig. 69-82).

5. Cladoniineae: The placioid to foliose Thallus horizontalis of some Cladonia-species can have rhizinose strands (Fig. 85) or rhizoptes (Fig. 87-89) whereas the thallus verticalis often shows hapteres (Fig. 83-84). The foliose to fruticose dorsiventral thallus of Heterodea muelleri is attached by rhizoptes or pilema (Fig. 90-91). Its systematic position is not very definite.
The fruticose genus Siphula has rhizinose strands.

6. Convergent umbilicate lichens of independet systematic groups are put together in chapt. IV/ 3, s. Fig. 92, 93, 100, 104, 105).

In family Umbilicariaceae all species are attached by an umbilicus. In genus Umbilicaria about 70 % of the species have rhizinomorphes with an inner medulla (Fig. 94-97, Foto 8-15). These organs contribute a larger surface and may serve the function of water absorption and compensate wet-swellings.

7. Buelliineae have a similar composition in the forms of appendix-organs like Parmeliaceae, but there is no relationship between both the groups.
a) Genus Candelaria has very thin cortex-rhizines consisting of few rows of hyphae (Fig. 106). There is no anatomical resemblance to cortex-rhizines of Parmelia.
b) In Teloschistes margins of lobes and apothecia can have cilia (Fig. 107 + 108).
c) In genus Xanthoria besides hafter one finds cortex-rhizines with anatomical resemblence to those of Parmelia and Physciaceae. It is not sure, if Xanthoria shows a development- or reduction-series of rhizines.
d) Physciaceae
Fruticose Anaptychia have marginal cilia (Fig. 114) whereas foliose species have cortex-rhizines on the lower surface (Fig. 115, Foto 18). Two species of this genus have hairs on the upper surface (Fig. 113).
The fruticose Heterodermia has rather long marginal cilia, ideal for catching dew (Fig. 117).
The foliose Physcia-species are attached by cortex-rhizines (Fig. 109-111) just as Pyxine and Physconia. In Physconia most species have Pfeifenputzer-Rhizinen (pipe-brush-rhizines) where thin bundles of hyphae branch right-angled from the rather loosely fused rhizinae-hyphae (Fig. 118).
Physciopsis has no distinct lower cortex, so that a definition as medulla- or cortex-rhizines is not sure. But the anatomical rhizine-building corresponds to cortex-rhizines of Physcia (Foto 16).

8. Peltigerineae
In this relationship of lichens with blue-green algae the attachment-organs are mostly loosely organized bundles or single-row hyphae which I call rhizoptes and rhizohyphae.
Peltigera (Fig. 120) and Solorina have rhizoptes which originate from the loose medulla.
Nephroma, Lobaria and Sticta have corticated medulla-rhizines, but rhizohyphae and hairs, too (Fig. 125-131, Foto 19, 21, 22, 23, 26).
Nephroma shows cortex-rhizines as a passing stage of development.
The shield-shaped Peltigera venosa has an umbilicus that is built by gathering veins; short hairs can arise from the veins (Fig. 123, 124).

9. In the other lichens with blue-green algae, $\overset{+}{-}$ unstratified, the appendix-organs consist mostly of single-row hyphae.
Collema has rhizoptes and rhizohyphae (Fig. 134, Foto 27).
Leptogium has "round about" hairs, that can become rhizohyphae on the lower surface.
Leptochidium albociliatum (systematical not definite) has stiff-bristly hairs lacking plasma and has long rhizohyphae with plasma which serve for attachment (Fig. 139 + 140, Foto 24 + 25); both of them originate from a Pseudocortex.

In Coccocarpia, Pannaria, Erioderma and Parmeliella rhizoptes build a coherent eriostratum which serves for attachment and water absorption (Fig. 135-138). There are some anatomical differences between the appendix-organs of Coccocarpia and those of the other genera (Foto 28-31).

LITERATUR

Die mikrotechnische Literatur ist mit einem M gekennzeichnet.

ABBAYES, H. DES 1951: Traité de Lichénologie/ Paris, 217 S.
- 1956: Lichens de la Region Malgache I. / Mémoires Inst. Sc. Madagasc., Série B, VII. - Anziacées: S. 13-17.

AHMADJIAN, V. 1967: The Lichen Symbiosis/ Massachusetts, 152 S.

ANDERS, J. 1928: Die Strauch- und Laubflechten Mitteleuropas/ Jena, 218 S.

ASAHINA, Y. 1935: Anzia-Arten aus Japan/ Journ. Japan. Bot., Vol. XI, No. 4, S. 224-239.
- 1937: Anzia-Arten aus Japan mit bes. Berücksichtigung der chem. Bestandteile/ Journ. Japan. Bot., Vol. XIII, No. 4, S. 219-226.

BACHMANN, E. 1904: Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, S. 101-104.
- 1907: Die Rhizoidenzone granitbewohnender Flechten/ Jahrb. f. wiss. Bot. 44, S. 1-40.
- 1917: Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage III. Bergkristall und Flint/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 35, S. 464-476.
- 1918: Wie verhalten sich Holz- und Rindenflechten beim Übergang auf Kalk? / Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36, S. 528-539.

BITTER, G. 1899: Über maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschichten oder des gesamten Thallus bei verschiedenen Laub- und Strauchflechten/ Bot. Untersuch., Festschrift f. Schwendener, Berlin, S. 120-149.

BLUM, O. B. 1969: Aspicilia Oxneriana Blum Species Nova E Turcomania Descripta/ Novitas Systematicae Plantarum Non Vascularium, Academia Scientiarum URSS, S. 236-239.

BRANDT, Th. 1906: Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Flechtengattung Ramalina/ Hedwigia 45, S. 124-158.

BÜNNING, E. 1953: Die Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze/ 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg.

CULBERSON, W. & Ch. 1968: The Lichen Genera Cetrelia and Platismatia (Parmeliaceae)/ Contr. U. S. Nat. Herb. 34, Part 7, S. 449-458.

DAHL, E. 1952: On the Use of Lichen Chemistry in Lichen Systematics/ Rev. Bryol. et Lichénol. 21, S. 119-134.

DARBISHIRE, O. V. 1898: Monographia Roccelleorum/ Bibliotheca Botanica 45, Stuttgart, S. 1-103.

DARBISHIRE, O. V. 1901: Die Flechten Schleswig-Holsteins, . . . / Kiel und Leipzig. - Ramalina: S. 6 + 7.
- 1912: The Lichens of the Swedish Antarctic Expedition/ Wissenschaftl. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exp. Bd. IV: 11, Stockholm. - Pannoparmelia: S. 11-13.
- 1926: The Structure of Peltigera with especial Reference to P. praetextatat/ Ann. Bot. XL. No. CLX, S. 727-758.

DEGELIUS, G. 1954: The Lichen Genus Collema in Europe/ Symb. Bot. upsal. 13: 2, 500 S.

DODGE, C. W. 1959: Some Lichens of Tropical Africa III. Parmeliaceae/ Ann. Missouri Bot. Gard. 46, S. 39-193.

DOPPELBAUR, H. 1960: Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Dermatocarpon miniatum/ Nova Hedwigia 2, S. 279-286.

DRAWERT, H. 1968: Die Vitalfärbung/ Protoplasmatologie, 749 S. -M

ECKARDT, Th. 1964: Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien/ Phytomorphology 14: 1, S. 79-92.

FREY, E. 1929 a: Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Umbilicariaceen/ Hedwigia 69, S. 219-252.
- 1929 b: Die vegetative Vermehrung der Flechten/ Mitteil. Naturf. Ges. Bern, S. 28-29.
- 1931: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Umbilicariaceen/ Hedwigia 71, S. 94-119.
- 1933: Cladoniaceae, Umbilicariaceae/ Rabenhorst's Kryptog. flora 2. Aufl., 9, IV. Abt. 1. Hälfte, 426 S.
- 1936 a: Vorarbeiten zu einer Monographie d. Umbilicariac. / Ber. Schweiz. Bot. Ges. 45, S. 198-230.
- 1936 b: Die geographische Verbreitung d. Umbilicariaceen und einiger alpiner Flechten/ Ber. Schweiz. Bot. Ges. 46, S. 412-444.
- 1949: Neue Beiträge zu einer Monographie des Genus Umbilicaria Hoffm., Nyl. / Ber. Schweiz. Bot. Ges. 59, S. 427-470.
- 1963: Beiträge zu einer Lichenenflora der Schweiz II. III. Die Familie Physciaceae/ Ber. Schweiz. Bot. Ges. 73, S. 398-503.

FÜNFSTÜCK, M. & ZAHLBRUCKNER, A. 1926: Flechten/ in ENGLER & PRANTL: Die natürl. Pflanzenfamilien 2. Aufl., Bd. 8, 270 S.

GALLØE, O. 1913: Almindelig Likenøkologi/ Kopenhagen, S. 1-118.
- 1927-1954: Natural History of the Danish Lichens/ Kopenhagen, 9 Bde.

GOEBEL, K. 1926: Die Wasseraufnahme der Flechten/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 44, S. 158-161.
- 1928: Organographie der Pflanzen 1. / Jena, 3. Aufl.

GRUMMANN, V. J. 1941: Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Studien über Bildungsabweichungen bei Flechten/ Fedde Rep., Beih. 122, S. 1-130.

HALE, M. E. & KUROKAWA, S. 1964: Studies on Parmelia Subgenus Parmelia/ Contr. U. S. Nat. Herb. 36: 4, S. 121-191.

HALE, M. E. 1965: A Monograph of Parmelia Subgenus Amphigymnia/ Contr. U. S. natn. Herb. 36: 5, S. 193-358.
- 1967: The Biology of Lichens/ London, 176 S.
- 1969: How to Know the Lichens/ Pictured Key Nature Series USA, 226 S.

HARMS, H. 1965: Handbuch der Farbstoffe für die Mikroskopie/ Kamp-Lintfort, I: S. 1-239, II: S. 1-412. -M

HENSSEN, A. 1963 a: Eine Revision der Flechtenfamilien Lichinaceae und Ephebaceae/ Symb. Bot. upsal. 18, 1, S. 1-123.
- 1963 b: Drei neue Arten der Flechtengattung Phylliscum/ Svensk Bot. Tidskr. 57: 2, S. 145-160.
- 1967: Der Doppelthallus von Leptogium diaphanum/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79, S. 440-446.
- 1970: Die Apothecienentwicklung bei Umbilicaria Hoffm. emend. Frey/ Vortr. Gesamtgebiet d. Bot. N. F. 4, S. 103-126. (Flechtensymposion).

HILLMANN, J. 1930: Studien über die Flechtengattung Teloschistes Norm. / Hedwigia 69, S. 303-343.
- 1935: Teloschistaceae/ Rabenhorst's Kryptog. flora 2. Aufl. 9: 6, S. 1-36.
- 1936: Parmeliaceae/ Rabenhorst's Kryptog. flora 2. Aufl. 9, Abt. III, S. 1-309.

JAHNS, H. M. 1970: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Cladoniaceen/ Nova Hedwigia Bd. XX, H. 1 + 2, S. 1-177.

KUROKAWA, S. 1962: A Monograph of the Genus Anaptychia/ Beih. zur Nova Hedwigia 6, S. 1-115.

KUROKAWA, S. & JINZENJI, Y. 1965: Chemistry and Nomenclature of Japanese Anzia/ Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 8: 3, S. 369-374.

LAMB, I. M. 1964: Antarctic Lichens/ Brit. Antarct. Surv. Scient. Rep. 38, I.

LANGE, O. 1969: Die funktionelle Anpassung der Flechten an die ökolog. Bedingungen arider Gebiete/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 82: 1 + 2, S. 3-22.

LETROUIT-GALINOU, M.-A. 1969: Remarques sur le thalle, les isidies et les rhizines du Parmelia conspersa Ach. / Bull. Soc. bot. France 116, S. 1-14.

LINDAU, G. 1895: Über Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten/ Lichenolog. Untersuchungen, Dresden, H. 1, 66 S.
- 1899: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gyrophora/ Bot. Untersuch., Festschr. f. Schwendener, S. 19-36.

LLANO, G. A. 1950: A Monograph of the Lichen Family Umbilicariaceae in the Western Hemisphere/ Office of Naval Research, Washington, 281 S.

LOHWAG, H. 1941: Anatomie der Asco- und Basidiomyceten/ Hdb. d. Pflanzenanatomie Abt. II. Teilbd. 3, Bd. VI c, Berlin, 572 S.

MAGNUSSON, A. H. 1936: Acarosporaceae und Thelocarpaceae/ Rabenhorst's Kryptog. flora 2. Aufl. 9, V. Abt., 1. Teil, - Glypholecia: S. 275-280.

MATHEY, A. 1969: Contribution à l'étude du genre Siphula (Lichens) en Afrique/ Dissertat. Rennes 1969, Nova Hedwigia (i. Druck).

MATTICK, F. 1952: Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten/ Bot. Jahrb. 75, S. 378-424.

- 1970: Flechtenbestände der Nebelwüste und Wanderflechten der Namib/ "Namib und Meer" 1 Bd. H. 1, S. 35-44.

MIKROTOM-NACHRICHTEN 1 + 2, 1958: Gelatinedurchtränkung, ein wertvolles Hilfsmittel beim Gefrierschneiden/ R. Jung AG, Heidelberg, S. 9-11 - M

MIKROTOM-NACHRICHTEN 6, 1965: Gefriergroßschnitte von ganzen Organen/ R. Jung AG, Heidelberg, S. 111-114. - M

NIENBURG, W. 1926: Anatomie der Flechten/ Handb. d. Pflanzenanatomie II., 1, Bd. VI, Berlin, 137 S.

OZENDA, P. 1963: Lichens/ Handb. d. Pflanzenanatomie 2. Aufl. Bd. 6, Teil 9, Berlin, 199 S.

OZENDA, P. & CLAUZADE, G. 1970: Les Lichens, Paris, 801 S. - Umbilicariacées: S. 479-490.

PEVELING, E. 1970: Die Darstellung der Oberflächenstrukturen von Flechten mit dem Raster-Elektronenmikroskop/ Vorträge Gesamtgebiet d. Botanik N. F. 4, S. 89-101. (Flechtensymposion 1969).

POELT, J. 1958: Die lobaten Arten der Flechtengattung Lecanora Ach. sensu ampl. in der Holarktis/ Mitt. Bot. Staatssamml. München H. 19-20, S. 411-589.

POELT, J. & BAUMGÄRTNER, H. 1964: Über die Rhizinenstränge bei placodialen Flechten/ Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 111, H. 1, S. 1-18.

POELT, J. 1965: Zur Systematik der Flechtenfamilie Physciaceae/ Nova Hedwigia 9, S. 21-32.

- 1966: Zur Kenntnis der Flechtengattung Physconia/ Nova Hedwigia 12, 1 + 2, S. 107-135.
- 1969: Bestimmungsschlüssel Europäischer Flechten/ Lehre, 757 S.
- 1972: Manuskript: Flechtensystematik für das Pilzwerk von Ainsworth & Sussman (im Druck).

PORTER, L. 1917: On the attachment organs of the common corticolous Ramalinae/ Roy Irish Acad. Bd. 34, S. 17-32.

- 1919: On the attachment organs of some common Parmeliae/ Roy Irish Acad. Bd. 34, S. 81-96.

RÄSÄNEN, V. 1944: "Vanamo", Ann. Bot. Soc. Zool. Fenn. Bd. 20, H. 3, - Placomaronea: S. 29.

REINKE, J. 1895: Abhandlungen über Flechten III + IV/ Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28, H. 1 + 3, S. 49-288.

REMANE, A. 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie u. der Phylogenetik/ 2. Aufl. Leipzig, 364 S.

REZNIK, H. & PEVELING, E. & VAHL, J. 1968: Die Verschiedenartigkeit von Haftorganen einiger Flechten/ Planta 78, S. 287-292.

ROMEIS, B. 1968: Mikroskop. Technik/ 16. Aufl., München, Wien, 757 S. -M

ROSENDAHL, F. 1907: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien/ Nova Acta, Abhandl. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. 87, H. 3, S. 405-459.

SANTESSON, R. 1944: Contribution to the Lichen Flora of South America/ Arkiv för Botanik Bd. 31 A No. 7, S. 1-28. - Peltularia: S. 3-4.
- 1949: Dolichocarpus and Xanthopeltis, two new Lichen Genera from Chile/ Svensk Bot. Tidsk. Bd. 43, H. 2-3, S. 547-567.
- 1952: Foliicolus Lichens I/ Symb. Bot. Upsal. 12: 1, 590 S. - Tricharia: S. 376-390.

SATO, M. 1939: Anziaceae/ Nova Flora Jap. 5: 4.
- 1954: Anziaceae and Baeomycetaceae/ Bull. Yamagata Univ. Nat. Sci. 3: 2, S. 113-126.

SCHADE, A. 1955: Zur sächsischen Flechtenflora insbes. aus der Fam. der Umbilicariaceen/ Nova Acta Leopold. N. F. Nr. 119, Bd. 17, S. 195-255
- 1957 a: Anomale Erscheinungen an Zweigenden d. Cladonia-Arten aus der U. Gatt. Cladina (Nyl.) Vain. / Decheniana 110:2, S. 351-367.
- 1957 b: Über Hapteren bei der Flechte Cladonia rangiformis/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 70, S. 284-290.

SCHAEDE, R. 1962: Die pflanzlichen Symbiosen/ 3. Aufl. Stuttgart, 238 S.

SCHÖMMER, F. 1949: Kryptogamen-Praktikum/ Stuttgart, 492 S. - M

SCHUBERT, R. & WAGNER, G. 1967: Pflanzennamen und botanische Fachwörter/ 4. Aufl. Leipzig, 428 S.

SERNANDER, R. 1901: Om de buskartade lafvarnes hapterer/ Bot. Not. S. 21-32, Forts. S. 107-114.

SMITH, D. C. 1962: The Biology of Lichen Thalli/ Biol. Rev. 37, S. 537-570.

STÅLFELD, M. G. 1960: Flechten und Moose/ Handb. d. Pflanzenphys. Bd. V: 2, S. 364-375.

STEPHAN, J. 1972: Tau und Nebel im Pflanzenleben/ Biologie in unserer Zeit, 2, S. 46-51.

STIZENBERGER, E. 1861: - Gatt. Anzia/ Flora XLIV, S. 390.

STOCKER, O. 1927: Physiolog. und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten/ Flora N. F. 21, S. 334-415.
- 1956: Die Wasserleitung bei Thallophyten/ Handb. d. Pflanzenphysiol. Bd. III, S. 514-521.

STRASBURGER, E. 1962: Lehrbuch der Botanik/ 28. Aufl. Stuttgart.

STRATO, C. 1921: Über Wachstum und Regeneration des Thallus von Peltigera canina. (Herausgegeben u. m. Beiträgen v. F. Tobler)/ Hedwigia 63, S. 11-42.

TOBLER, F. 1934: Die Flechten/ Jena, 85 S.

ULLRICH, J. 1954-55: Beobachtungen über die vegetative Verbreitung der Cladonien durch Thallusfragmente/ Ber. Deutsch. Bot. Ges. 67, S. 391--394.

WALTER, F. 1961: Das Mikrotom/ Wetzlar, 46 S. - M

WEBER, H. 1953: Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen/ Vlg. Herder. 130 S.

WETMORE, C.M. 1970: The Lichen Family Heppiaceae in North America/ Ann. Missouri Bot. Gard. 57, S. 158-209.

WHITTAKER, R.H. 1970: Neue Einteilung der Organismenreiche/ Umschau 16, S. 514-515.

ZAHLBRUCKNER, A. 1926: Lichenes (Flechten), spezieller Teil/ in ENGLER & PRANTL: Die natürl. Pflanzenfamilien 2. Aufl. Bd. 8, S. 61-270

ZSCHACKE, H. 1934: Epigloeaceae, Verrucariaceae und Dermatocarpaceae, Rabenhorst's Kryptog. flora 2. Aufl. 9, I. Abt., I. Teil, - Dermatocarpaceae: S. 595-638.

INDEX DER UNTERSUCHTEN HERBARPROBEN

Abkürzungen: H.P. = Vergleichsherbar J. POELT
H.H. = " H. HERTEL
B.M.B. = Botanisches Museum Berlin

Alectoria implexa (Hoffm.) Nyl. f. infumata Mot. / H.P. Nr. 5708
Alectoria nidulifera Norrl. / H.P. Nr. 1163

Anaptychia ciliaris (L.) Koerb. / H.P. Nr. 1464 + Nr. 1115
Anaptychia fusca (Huds.) Vain. / H.P. Nr. 1467

Anema decipiens (Mass.) Fors. / H.P. Nr. 5714

Anzia afromontana R. Sant. / H.P. Nr. 9786
Anzia americana Yoshimura et Sharp. / H.P. Nr. 9899
Anzia colpodes Stzbgr. / H.P. Nr. 8317
Anzia japonica Müll. Arg. f. sublinearis/ B.M.B.
Anzia japonica Müll. Arg. f. typica/ B.M.B.
Anzia leucobates Müll. Arg. / H.P. Nr. 7838

Asahinea chrysantha Culb. / H.P. Nr. 1470

Buellia wahlenbergii (Ach.) Sheard. / H.P. Exc. 325

Candelaria fibrosa (Fr.) Müll. Arg. / H.P. Nr. 8269

Cetraria chlorophylla (Willd.) Vain. / H.P. Nr. 1152
Cetraria cucullata (Bell.) Ach. / H.P. Nr. 4273
Cetraria islandica (L.) Ach. c. ap. / H.P. 1587 + Nr. 5970
Cetraria juniperina (L.) Ach. / H.P. Nr. 1588
Cetraria laureri Krempelh. / H.P. Nr. 566
Cetraria nigricans (Retz) Nyl. / H.P. Nr. 5364 + Nr. 1065
Cetraria nivalis (L.) Ach. / H.P. Nr. 4274
Cetraria oakesiana Tuck. / H.P. Nr. 325
Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach. / H.P. Nr. 1590 + Nr. 1589

Cetrelia cetrarioides (Del. ex Duby) Culb. et Culb. / H.P. Nr. 444 + Nr. 3844

Cladonia coccifera (L.) Willd. / H. P. Nr. 933
Cladonia foliacea (Huds.) Willd. / H. P. Nr. 5086
Cladonia prostrata Evans/ H. P. Nr. 4541
Cladonia rangiformis Hoffm. s. str. / H. P. Nr. 9382

Coccocarpia parmelioides (Hook.) Trevis/ H. P. Nr. 7959
Coccocarpia pellita (Ach.) Müll. Arg. / H. P. Nr. 7961

Collema crispum (Huds.) Web. v. crispum/ H. P. Nr. 5713

Dermatiscum thunbergii (Ach.) Nyl. / H. P. Nr. 3688

Dermatocarpon intestiniforme (Koerb.) Hasse/ H. P. Nr. 870
Dermatocarpon leptophyllum (Ach.) Vain. / H. P. Nr. 3395
Dermatocarpon miniatum (L.) Mann/ H. P. Nr. 3846 + Nr. 1416
Dermatocarpon miniatum (L.) Mann v. cirsodes (Ach.)Zahlbr. /H. P. Nr. 89
Dermatocarpon moulinsii (Mont.) Zahlbr. / H. P. Nr. 7596 + Nr. 1417
Dermatocarpon rivulorum (Arn.) DT. et Sarnth. / H. P. Nr. 6991
Dermatocarpon vellereum Zschacke/ H. P. Nr. 7077

Erioderma boreale Ahln. / H. P. Nr. 1625
Erioderma cf. mollissimum (Samp.) DR. / H. P. Nr. 7955

Heterodea muelleri (Hmpe) Nyl. / H. P. Nr. 7598

Heterodermia neoleucomelaena Kur. / H. P. Nr. 3109

Hydrothyria venosa Russell/ H. P. Nr. 7977

Leptochidium albociliatum (Desm.) Choisy/ H. P. Nr. 10007

Leptogium burgessii Mont. / H. P. Nr. 9663

Lobaria laetevirens (Lightf.) Zahlbr. / H. P. Nr. 912
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. c. ap. / H. P. Nr. 5950

Nephroma arcticum (L.) Torss. / H. P. Nr. 521
Nephroma bellum (Spreng.) Tuck. / H. P. Nr. 9153 + Nr. 1878
Nephroma resupinatum (L.) Ach. / H. P. Nr. 9855 + Nr. 1883

Omphalodium arizonicum (Will.) Tuck. / H. P. Nr. 1688
Omphalodium hottentottum (Thunb.) Fw. / H. P. Nr. 3690
Omphalodium pisacomense Mey et Flot. / H. P Nr. 1888

Pannaria pityrea (DC.) Degel. / H. P. Nr. 9828 + Nr. 4465
Pannaria rubiginosa (Thunb.) Del. / H. P. Nr. 439

Pannoparmelia anzioides Darb. / B. M. B. Nr. 417

Parmelia acetabulum (Neck.) Duby/ H. P. Nr. 4586
Parmelia appalachensis W. Culb. / H. P. Nr. 8053
Parmelia arnoldii DR. / H. P. Nr. 1108
Parmelia bolliana Müll. Arg. / H. P. Nr. 4531
Parmelia caperata (L.) Ach. / H. P. Nr. 3725
Parmelia contorta Duby/ H. P. Nr. 5948
Parmelia crinita Ach. / H. P. Nr. 8326
Parmelia dilatata Vain. / H. P. Nr. 7514
Parmelia exasperata (Ach.) DNot. / H. P. Nr. 1980
Parmelia fuliginosa (Fr.) Nyl. nom. illeg. / H. P. Nr. 4645

Parmelia glabra (Schaer.) Nyl. / H. P. Nr. 1900
Parmelia glomellifera Nyl. / H. P. Nr. 4427
Parmelia hottentotta (Ach.) Ach. --- s. Omphalodium
Parmelia incurva (Pers.) Fr. / H. P. Nr. 1079 + Nr. 4053
Parmelia koflerae Clauz. et Poelt/ H. P. Nr. 360
Parmelia laciniatula (Flag.) Zahlbr. / H. P. Nr. 557
Parmelia laetevirens (Flot.) F. Rosend. / H. P. Nr. 4043
Parmelia laevigata Ach. / H. P. Nr. 3932
Parmelia minuscula (Nyl. ex Arnold) Nyl. / H. P. Nr. 6803
Parmelia olivacea (L.) Ach. / H. P. Nr. 1903
Parmelia omphalodes (L.) Ach. / H. P. Nr. 1904
Parmelia panniformis (Nyl.) Vain. / H. P. Nr. 4435
Parmelia perlata Ach. / H. P. Nr. 362
Parmelia prolixa Malbr. / H. P. Nr. 1905
Parmelia pubescens (L.) Vain. / H. P. Nr. 1906 + Nr. 5201
Parmelia quercina (Willd.) Vain. / H. P. Nr. 3824
Parmelia reticulata (Tayl.)/ H. P. Nr. 3731
Parmelia revoluta Flk. / H. P. Nr. 1916
Parmelia rudecta Ach. / H. P. Nr. 3069
Parmelia saxatilis (L.) Ach. / H. P. Nr. 982 + Nr. 3959/ + H. H. 6729, 8362, 9014
Parmelia septentrionalis (Lynge) Ahti/ H. P. Nr. 1910
Parmelia sinuosa (Sm.) Ach. / H. P. Nr. 442
Parmelia stygia (L.) Ach. v. septentrionalis Lynge/ H. P. Nr. 5183
Parmelia subargentifera Nyl. / H. P. Nr. 8487
Parmelia subaurifera Nyl. / H. P. Nr. 4624
Parmelia taylorensis Mitch. / H. P. Nr. 3931

Parmeliella pannosa (Sw.) Nyl. / H. P. Nr. 9397 + Nr. 9057

Peltigera canina (L.) Willd. / H. P. Nr. 7953 + Nr. 8081
Peltigera venosa (L.) Baumg. / B. M. B. Nr. 4561

Physcia stellaris (L.) Nyl. / H. P. Nr. 8284

Physciopsis adglutinata (Flk.) Choisy/ H. P. Nr. 8290
Physciopsis syncolla (Tuck.) / H. P. Nr. 8291

Physconia pulverulenta (Schreb.) Poelt/ H. P. Nr. 5307

Platismatia glauca (L.) Culb. et Culb. c. ap. / H. P. Nr. 6793 + Nr. 5508

Psoroma hypnorum (Vahl.) Gray/ H. P. Nr. 1989
Psoroma hypnorum (Vahl.) Gray v. paleaceum (Fr.) Rostr. / H. P. Nr. 5907

Pyxine berteriana (Fee) Imsh. / H. P. Nr. 7640

Solorina crocea (L.) Ach. / eigene Sammlung

Sticta fuliginosa (Dicks.) Ach. / H. P. Nr. 909
Sticta weigelii (Ach.) Vain. / H. P. Nr. 8211 + Nr. 8984 + Nr. 8983

Teloschistes chrysophthalmus (L.) Th. Fr. / H. P. Nr. 6023
" " f. denudatus (Hoffm.)Müll. Arg. /H. P. Nr. 3084
Teloschiste flavicans (Sm.) Norm. s. ampl. / H. P. Nr. 8946

Thyrea nigritella Lett. / H. P. Nr. 9125
Thyrea pulvinata (Schaer.) Massal. / H. P. Nr. 8612

Tricharia carnea (Müll. Arg.) R. Sant. / H. P. Nr. 9750

Umbilicaria antarctica Frey et Lamb/ H. P. Nr. 3087
Umbilicaria calvescens Nyl. / H. P. Nr. 7576
Umbilicaria caroliniana Tuck. / H. P. Nr. 650054 ex Herb. Yoshimura
Umbilicaria cinereorufescens (Schaer.) Frey/ H. P. Nr. 3085, 6615, 8782
Umbilicaria crustulosa (Ach.) Frey/ H. P. Nr. 5244 + Nr. 6781
Umbilicaria cylindrica (L.) Del. / H. P. Nr. 6423 + Nr. 7557
" " v. Delisei (Despr.) Nyl. / H. P. ex Herb. Oulu.
Umbilicaria esculenta (Miyoshi) Minks/ H. P. Nr. 6083
Umbilicaria haplocarpa Nyl. v. subhirsuta Frey/ H. P. Nr. 9114
Umbilicaria krascheninnikovii (Sav.) Zahlbr. / H. P. Nr. 7559
Umbilicaria laevis (Schaer.) Frey/ H. P. Nr. 408
Umbilicaria mammulata (Ach.) Llano/ H. P. Nr. 6084
Umbilicaria microphylla (Laur.) Massal. / H. P. Nr. 560
Umbilicaria muehlenbergii (Ach.) Tuck. / H. P. Nr. 6085 + Nr. 9108
Umbilicaria murina (Ach.) DC/ H. P. Nr. 7492
Umbilicaria polyphylla (L.) Hoffm. / H. P. Nr. 2082
Umbilicaria proboscidea (Ach.) Schrad. / H. P. Nr. 4997 + Nr. 406
Umbilicaria spodochroa (Ach.) Frey/ H. P. Nr. 710
Umbilicaria torrefacta (Lightf.) Schrad. / H. P. Nr. 2085
Umbilicaria vellea (L.) Ach. / H. P. Nr. 1039 + Nr. 5254 + Nr. 4663
Umbilicaria cf. vellea / H. P. Nr. 5479
Umbilicaria virginis Schaer. / H. P. Nr. 410

Usnea florida (L.) Wigg. ssp. arbuscula Mot. / H. H. Nr. 1791

Xanthoria fallax (Hepp) Arnold/ H. P. Nr. 7757
Xanthoria parietina (L.) Th. Fr. / H. P. Nr. 7065

Erklärungen zu den Abbildungen

Fig. 1 Plectenchymtypen: Palisadenplect.: links Roccella fuciformis (nach OZENDA), rechts Pannoparmelia anzioides Oberrinde/ Paraplect.: Cetraria oakesiana untere Rinde/ Skleroplect.: links Cetrelia cetrarioides obere Rinde, rechts untere Rinde (platysmoid), darunter Parmelia acetabulum untere Rinde/ Prosoplect.: Umbilicaria vellea Mark/ Chalaroplect.: Cetrelia cetrarioides Mark/ Seiroplect.: Candelaria fibrosa Rhizine.

Fig. 2 Illustrationen zur Terminologie

Fig. 3 Parmelia crinita: Isidien mit Cilien.

Fig. 4 Parmelia omphalodes: Loben-Unterseite mit Rhizinen-Muster

Fig. 5 Parmelia appalachensis: Rhizine mit Fuß im Längsschnitt (haftet an einem darunterliegenden Thallus).

Fig. 6 Parmelia appalachensis: Schnitt durch Thallus und Rhizine (Rindenrhizine).

Fig. 7 Parmelia acetabulum: frühes Entwicklungsstadium einer Rindenrhizine (längs).

Fig. 8 Parmelia rudecta: Thallusunterseite mit hellen, am Rande $\overset{+}{-}$ einfachen Rhizinen, zwei übereinanderragende Loben sind durch Rhizinenbrücken verbunden.

Fig. 9 Parmelia rudecta: polymorphe Rhizinen.

Fig. 10 Parmelia rudecta· Rhizinenbrücken (Ausschnitt aus Fig. 8).

Fig. 11 Parmelia rudecta: polymorphe Rhizinen, z. T. mit geweihförmigen Verzweigungen.

Fig. 12/ 13/ 14/ 15/ 16 Parmelia rudecta: polymorphe Rhizinen haften z. T. am Substrat (dunkel schraffiert).

Fig. 17 Parmelia laevigata: dunkle Unterseite mit schwarzen Rhizinen, deren Entwicklung vom Rande zum Zentrum hin von einfacher Form über dichotome bis zu dendromorpher Verzweigung führt.

Fig. 18 Parmelia laevigata: einzelne dendromorph verzweigte Rhizine mittlerer Größe.

Fig. 19 Parmelia taylorensis: dendromorphe Rhizine

Fig. 20 Parmelia taylorensis: Unterseite, Randstück mit verschieden weit entwickelten Rhizinen.

Fig. 21 Parmelia incurva: hellgelber Thalluslappen ist mit schwarzen Rhizinen an morschem Holz befestigt.

Fig. 22 Parmelia incurva: Thallus haftet mit wenigen kurzen Rhizinen an Gestein.

Fig. 23 Parmelia septentrionalis: Thalluslappen mit Rhizinen an Borke befestigt.

Fig. 24 Parmelia septentrionalis: vom Substrat gelöster Randlappen zeigt mehrere Rhizinen mit Fuß.

Fig. 25 Parmelia septentrionalis: hellbraune Rhizinen mit weißen Enden

Fig. 26 Parmelia arnoldii: Randcilien, Ansicht von der Thallusoberseite.

Fig. 27 Parmelia arnoldii: Thallusunterseite mit einem Muster aus einfachen und papillenförmigen Rhizinen, einer rhizinenfreien Randzone und Cilien.

Fig. 28 Parmelia pubescens: Schnitt durch Thallus und Haftscheibe.

Fig. 29 Parmelia minuscula: strauchiger Thallus ist mit einer Haftscheibe an Gestein befestigt.

Fig. 30 Parmelia minuscula: Längsschnitt durch einen Thallusast, der einer Haftscheibe entspringt.

Fig. 31 Alectoria implexa f. infumata: Haftscheibe.

Fig. 32 Alectoria implexa f. infumata: Längsschnitt durch Thallusast und Haftscheibe.

Fig. 33 Omphalodium hottentottum: Thallus C von der Unterseite, die Partien a-d sind noch einmal im Ausschnitt wiedergegeben.
Ausschnitt a) einfache, senkrecht vom Thallus abstehende Rhizinomorphen
Ausschnitt b) zur Thallusunterseite hin gekrümmte Rhizinomorphen
Ausschnitt c) miteinander verklebte und dem Thallus anliegende Rhizinomorphenbüschel/ Ausschnitt d) ein Teil des Nabels.

Fig. 34 Omphalodium hottentottum: Thallus A von der Unterseite mit Nabel und Rhizinomorphen.

Fig. 35 Omphalodium hottentottum: Thallus B, Stück vom Thallusrand mit Cilien, einfache Rhizinomorphen auf der Unterseite.

Fig. 36 Omphalodium hottentottum: verschiedene Ausschnitte von der Unterseite des Thallus B zeigen Wülste und Rhizinomorphen von sehr unregelmäßiger Gestalt.

Fig. 37 Omphalodium hottentottum: Apothecien mit schwarzen Randcilien.

Fig. 38 Omphalodium hottentottum: dicht mit Cilien besetzte Warzen, die keine Apothecienöffnungen mehr zeigen.

Fig. 39 Omphalodium hottentottum: Schnitt durch Thallus, Rhizinomorphen, cilienbesetztes Apothecium und eine Randcilie.

Fig. 40 Omphalodium hottentottum: Ausschnitt aus einer Apothecial-Cilie (längs), zeigt sehr kurzzellige, plasmareiche Hyphen.

Fig. 41 Omphalodium arizonicum: unterseitige Strukturen (Thallusaussackungen).

Fig. 42 Omphalodium arizonicum: Atemwarzen auf der Unterseite.

Fig. 43 Omphalodium arizonicum: Schnitt durch Thallus und Aussackungen.

Fig. 44 Omphalodium arizonicum: Schnitt durch eine Atemwarze (längs), darüber ein Teil des festen Markstranges.

Fig. 45 Cetraria sepincola: Rhizine, die an Borke befestigt ist.

Fig. 46 Cetraria sepincola: Rhizinenbrücke zwischen zwei Thalluslappen.

Fig. 47 Cetraria sepincola: Verwachsungsstelle (Haptere) zwischen zwei Thalluslappen von der Unterseite.

Fig. 48 Cetraria sepincola: Anheftung eines Thalluslappen mit Rhizinen.

Fig. 49 Cetraria laureri: Unterseite mit Rhizine (ein größeres Thallusstück war mit dieser einzigen Rhizine befestigt).

Fig. 50 Cetraria chlorophylla: Unterseite mit vereinzelten Rhizinengruppen.

Fig. 51 Cetraria chlorophylla: Schnitt durch Thallus, Rhizine (längs) und Substrat.

Fig. 52 Cetraria nigricans: Oberseite mit rudimentären Randcilien.

Fig. 53 Cetraria nigricans: Unterseite, Thalluslappen mit wenigen Randcilien am Substrat befestigt (Hapteren).

Fig. 54 Cetraria nigricans: Oberseite mit kräftigen Randcilien.

Fig. 55 Cetraria nigricans: Thallusunterseite, die Randcilien sind z. T. mit Substrat verklebt.

Fig. 56 Cetraria islandica: Thallusstück mit Randcilien.

Fig. 57 Cetraria islandica: zwei sekundäre Verwachsungsstellen.

Fig. 58 Cetraria nigricans: Thallusstück mit Randcilien und Cilienbrücken.

Fig. 59 Cetraria nigricans: mehrere Cilienbrücken zwischen vier verschiedenen Lobuli (a-d).

Fig. 60 Cetrelia cetrarioides: Schnitt durch Thallus und junge Rhizine mit Fuß, darunter einige Zellen des pflanzlichen Substrats.

Fig. 61 Cetrelia cetrarioides: Längsschnitt durch eine ältere Rinden-Rhizine mit dunkler "Berindung" und hellem "Kern".

Fig. 62 Platismatia glauca: Rhizinen.

Fig. 63 Platismatia glauca: Thallusunterseite mit spärlichen Rhizinen.

Fig. 64 Pannoparmelia anzioides: Entwicklungsschema der Blasenstränge.

Fig. 65 Pannoparmelia anzioides: Schnitt durch den Rand eines Thalluslappen zeigt unter der Rinde ein Rindenbildungsplectenchym mit ersten blasigen Ausstülpungen.

Fig. 66 Pannoparmelia anzioides: Querschnitt durch einen Thalluslappen (schematisch) zeigt an den Rändern das Rindenbildungsplectenchym (die Thallusunterseite ist nach oben gekehrt), zur Orientierung von Fig. 65.

Fig. 67 Pannoparmelia anzioides: untere Rinde und Teil des Spongiostratums (nach oben gekehrt).

Fig. 68 Pannoparmelia anzioides: junges Anastomosenetz (Rindenbildungsplectenchym).

Fig. 69 Anzia colpodes: Thallus von der Oberseite mit zahlreichen Rhizinenbrücken.

Fig. 70 Anzia colpodes: Thallusstück von der Unterseite mit Spongiostratum und Rhizinen.

Fig. 71 Anzia colpodes: drei miteinander verwachsene Rhizinen und eine Rhizinenbrücke (links unten).

Fig. 72 Anzia colpodes: terminal aufgefaserte Rhizine.

Fig. 73 Anzia colpodes: Rhizinenbrücke, die in mehreren Etagen mit Thallusresten verwachsen ist.

Fig. 74 Anzia colpodes: zwei übereinanderragende Thalluslappen sind durch eine Rhizinenbrücke verbunden.

Fig. 75 Anzia colpodes: Thallusstück mit Rhizinen, das Spongiostratum ist teilweise entfernt und gibt das darunterliegende weiße Mark frei.

Fig. 76 Anzia colpodes: Thalluslappen haftet mit Rhizinen an Substrat.

Fig. 77 Anzia colpodes: mikroskopisches Bild des Spongiostratums.

Fig. 78 Anzia colpodes: Schnitt durch Thallus und Rhizine.

Fig. 79 Anzia leucobates: Mikrozeichnung des Spongiostratums.

Fig. 80 Anzia leucobates: Teil eines freipräparierten Nervs mit Rhizine.

Fig. 81 Anzia leucobates: Lupenbild des Spongiostratums.

Fig. 82 Anzia japonica f. sublinearis: Ausschnitte aus dem Spongiostratum (mikroskopisches Bild).

Fig. 83 Cladonia rangiformis: Podetien mit Hapteren.

Fig. 84 Cladonia rangiformis: Hapteren (Ausschnitt von Fig. 83).

Fig. 85 Cladonia coccifera: unterer Teil eines Podetiums mit Resten der Primärschuppe und Rhizinensträngen.

Fig. 86 Cladonia coccifera: Gesamtansicht vom Podetium und Rhizinensträngen.

Fig. 87 Cladonia prostrata: Thallusunterseite mit fest verdrillten Rhizopten.

Fig. 88 Cladonia prostrata: Thallusunterseite mit einigen auffasernden Rhizopten, die mit Sandpartikeln verklebt sind.

Fig. 89 Cladonia foliacea: Thallusstück von der Unterseite mit randständigen Rhizopten, die in erdiges Substrat (oben links) eindringen.

Fig. 90 Heterodea muelleri: Thallusunterseite mit Rhizopten und Pseudocyphellen.

Fig. 91 Heterodea muelleri: Schnitt durch den Thallus und den basalen Teil einer Rhizopte.

Fig. 92 Umbilicaria mammulata: geteilter Nabel und Trabekel.

Fig. 93 Umbilicaria vellea: Ausschnitt von der Thallusunterseite mit Nabel, Trabekeln, Rhizinomorphen und Zellkornklümpchen (links eine Thallusübersicht, ∅ 2-3 cm).

Fig. 94 Umbilicaria vellea: dichotom verzweigte Rhizinomorphen.

Fig. 95 Umbilicaria vellea : plethomorphe Rhizinomorphen.

Fig. 96 Umbilicaria antarctica: Rhizinomorphen, die durch Risse auf der Oberseite erscheinen.

Fig. 97 Umbilicaria antarctica: Unterseite mit schwarzen Rhizinomorphen, die terminal weiß und hyalin sind.

Fig. 98 Umbilicaria cf. vellea: Hypothallus mit Thallusanfängen (Übersicht

Fig. 99 Umbilicaria cf. vellea: einige Thallusknospen.

Fig. 100 Dermatocarpon miniatum: Thallus von der Unterseite mit zentralem Nabel (N) und Adventivnäbeln (A).

Fig. 101 Dermatocarpon moulinsii: plethomorphe Rhizinomorphen.

Fig. 102 Dermatocarpon moulinsii: einfache Rhizinomorphen.

Fig. 103 Dermatocarpon moulinsii: Schnitt durch Thallus und einfache Rhizinomorphe (längs), die von dem Paraplectenchym der unteren Rinde gebildet wird.

Fig. 104 Anema decipiens: Thallus mit Nabel (Seitenansicht).

Fig. 105 Anema decipiens: Schnitt durch Thallus und Nabel.

Fig. 106 Candelaria fibrosa: Schnitt durch Thallus und Rhizine.

Fig. 107 Teloschistes flavicans: Thalluszweig mit Cilien, (der algenhaltige Thallus ist punktiert).

Fig. 108 Teloschistes chrysophthalmus. Thalluszweig und Apothecienrand mit Cilien.

Fig. 109 + 110 Physcia stellaris: Thallusunterseite mit Rhizinen, (Substrat schraffiert).

Fig. 111 Physcia stellaris: einzelne Rhizine (mehrfach übergipfelte dichotome Verzweigung).

Fig. 112 Xanthoria fallax: Thallusunterseite mit Rhizinen (Substrat schraffiert).

Fig. 113 Anaptychiy ciliaris: Schnitt durch Algenschicht, Thallusrinde und Haare.

Fig. 114 Anaptychia ciliaris: Thallusstück mit Cilien von der Oberseite.

Fig. 115 Anaptychia fusca: Thallusunterseite mit Rhizinen.

Fig. 116 Heterodermia neoleucomelaena: Cilien haften an einem Zweigstückchen (Hapterenfunktion).

Fig. 117 Heterodermia neoleucomelaena: Thalluszweig mit Cilien.

Fig. 118 Physconia pulverulenta: Übereinanderragende Thalluslappen unterseits mit einem dichten Besatz von Pfeifenputzerrhizinen.

Fig. 119 Physconia pulverulenta: zwei Rhizinenenden (Ausschnitt v. 118).

Fig. 120 Peltigera canina: Thallusunterseite mit Venen und Rhizopten.

Fig. 121 Peltigera canina: Rhizopten sind an einem abgestorbenen Blatt befestigt, (am linken Rand: Teil der verklebten Substratschicht).

Fig. 122 Peltigera venosa: Seitenansicht eines Thallus mit Venenstrang, der mit erdigem Substrat verklebt ist.

Fig. 123 Hydrothyria venosa: Thallus von der Unterseite mit Venen und zentralem Nabel.

Fig. 124 Hydrothyria venosa: Schnitt durch Thallus, Vene und Haare.

Fig. 125 Lobaria pulmonaria: Rhizinen z. T. mit Fuß, Unterseite und Rhizinen behaart.

Fig. 126 Lobaria pulmonaria: kurze Rhizine mit Fuß.

Fig. 127 Lobaria laetevirens: Rhizinen mit anhaftendem Substrat.

Fig. 128 Sticta weigelii: alte, bes. kräftige Rhizine, rechts daneben eine junge Rhizine, beide in zahlreiche Bündel geteilt, vorn eine Cyphelle und Haare.

Fig. 129 Nephroma resupinatum: behaarte Unterseite mit Rhizinen (am Substrat befestigt) und einigen Papillen.

Fig. 130 Sticta fuliginosa: Schnitt durch Thallus, Rhizohyphen und Cyphelle.

Fig. 131 Nephroma arcticum: Unterseite mit Rhizohyphen und Rhizopten.

Fig. 132 Psoroma hypnorum v. paleaceum: Apothecienrand mit Haaren.

Fig. 133 Psoroma hypnorum: Apothecienrand leicht bereift.

Fig. 134 Collema crispum v. crispum: Thallusunterseite mit vereinzelten Rhizopten.

Fig. 135 Coccocarpia pellita: Thallusunterseite mit Eriostratum (die Rhizopten sind in konzentrischen Reihen angeordnet).

Fig. 136 Erioderma mollissimum: weiße Mark-Unterseite mit schwarzen Rhizopten.

Fig. 137 Pannaria pityrea: Unterseite mit Eriostratum und anhaftendem Moos.

Fig. 138 Pannaria rubiginosa: Ansicht von der Oberseite zeigt das am Rande hervorschauende dichte, schwarze Eriostratum der Unterseite.

Fig. 139 Leptochidium albociliatum: Thallusstück mit steifen Randhaaren, (an Moosblättchen).

Fig. 140 Leptochidium albociliatum: Thallusquerschnitt mit drei Haaren am Thallusrand.

Fig. 141 Tricharia carnea: epiphylle Flechte mit Cilien auf der Oberseite.

Fig. 142 Tricharia carnea: Der Schnitt durch eine Cilie zeigt ihren Aufbau aus zahlreichen parallelen Hyphen.

Verschiedene Flechtengebilde, die Anhangsorganen ähnlich sehen, aber definitionsgemäß keine Anhangsorgane sind:

Fig. 143 Cetraria nivalis: Pykniden am Thallusrand.

Fig. 144 Cetraria juniperina: Pykniden auf der Oberseite und am Rand des Thallus.

Fig. 145 Cetraria juniperina: eine besonders kräftig entwickelte Pyknide.

Fig. 146 Alectoria nidulifera: Thalluszweig mit Soralen und Dornisidien.

Fig. 147 Alectoria nidulifera: Soral mit algenhaltigen Dornisidien (Ausschnitt von Fig. 146).

Fig. 148 Usnea florida: algenhaltige Kurzzweige am Apothecium.

ABBILDUNGEN AUS DER LITERATUR

Abbildungen aus der Literatur I

Auszüge aus 2 Tafeln von F. ROSENDAHL ("Die braunen Parmelien"):

Tafel 1

Fig. 5. - 8.: Parmelia aspidota (Ach.) Poetsch
" 5. Rhizoid mit Gallertausscheidung am Ende.
" 6. Stück eines Rhizoids im Längsschnitt, mit Jodtinktur gefärbt (zeigt den Aufbau aus "Mark" und "Rinde").
" 7. Vertikalschnitt durch die Unterrinde an einer Stelle, wo eben die Bildung eines Rhizoids beginnt, bei m beginnt das Mark.
" 8. Etwas vorgeschrittenes Stadium der Rhizoidenentwicklung in Aufsicht von der Seite her.
" 9. Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf, Vertikalschntt durch ein Thallusstück mit Rhizoid (diese Flechte wird heute zu den Hypogymniaceen gestellt).

Tafel 2

Fig. 1. - 3.: Parmelia aspidota
" 1. Durchlüftungswarze im Vertikalschnitt
" 2. Vertikalschnitt eines Apotheciums, der drei Atemwarzen getroffen hat.
" 3. Randpartie eines Thallus mit verschieden alten Durchlüftungswarzen.
" 13. Parmelia omphalodes. Vertikalschnitt durch die Oberrinde.
" 15. Parmelia papulosa. Vertikalschnitt eines Thallusstückes mit ausgebildeten Isidien, an denen Rhizoiden (rh).
" 16. P. papulosa. Unterseite eines aufwärts gebogenen Randlappens mit Rhizoiden (Rh), Isidien (I) und deren kurzen Rhizoiden (rh).
" 19. Parmelia glabra. Vertikalschnitt durch ein Stück der Oberrinde mit zwei Trichomen. a tote Zone, mit Jodtinktur gefärbt.

Abbildungen aus der Literatur II
(Flechten mit Spongiostratum)

II/ 1 Schema der drei Anzia-Sectionen von SATO, 1954
II/ 13 Anzia colpota: ein Beispiel für die Sect. Simplices mit einfachem Mark. Unten im Bild ist ein Teil des Spongiostratums zu sehen. (ASAHINA, 1935).
II/ 5 Anzia japonica: ein Beispiel für die Sect. Duplices mit doppelter Medulla. (ASAHINA, 1935).
II/ 19 Anzia hypoleucoides: ein Beispiel für die Sect. Nervosae mit einem zentralen festen Markstrang. (ASAHINA, 1935).
II/ 2 Querschnitt durch den Thallus von Pannoparmelia anzioides: die obere Rinde besteht aus einem Palisadenplectenchym; im Anschluß an die untere Rinde sieht man das mächtig entwickelte Spongiostratum. (O. V. DARBISHIRE, 1912).

Abbildungen aus der Literatur III

Rhizinenstränge bei diversen Flechten

III/ 11 + 1 + 13: Abbildungen aus POELT & BAUMGÄRTNER "Über Rhizinenstränge bei placodialen Flechten", 1963. (Die Zeichnungen wurden von H. BAUMGÄRTNER angefertigt). Abb. 13. fällt jetzt unter den Begriff "Rhizohyphenfilz".

III/ 44 + 55: Habitusbilder der Siphula mascarena A. Mathey mit ca. 6 mm langen Rhizinensträngen von A. MATHEY, 1972.

III/ I : Rhizinenstränge bei Stereocaulon coralloides, Abb. von J. REINKE, 1895.

Abbildungen aus der Literatur IV

Verschiedene Nabelflechten jeweils von der Ober- und Unterseite

A) Dermatocarpon moulinsii
B) Umbilicaria vellea
C) Omphalodium hottentottum
D) Peltula euploca, syn. Heppia guepini
E) Xanthopeltis rupicola

Diese Tafel wurde von Frau A. TRÖGER im Auftrage von Herrn Prof. Dr. F. MATTICK angefertigt und ist bisher erst ausschnittsweise veröffentlicht worden.

Abbildungen aus der Literatur V

Illustrationen von O. V. DARBISHIRE, 1926. / Text zur Tafel XXVIII, in Anlehnung an DARB. (gekürzt und verändert).

Fig. 1 Peltigera praetextata. Vertikalschnitt durch den Thallus. Eine Rhizine entspringt den longitudinalen Markhyphen, und man kann die Richtung der Rhizinenhyphen sehen.

Fig. 2 P. praetextata. Einige Hyphen als Ausschnitt von Fig. 1 zeigen den Winkel, den die Hyphen der Rhizinen mit denen der Medulla bilden.

Fig. 3 P. canina f. spongiosa. Vertikalschnitt durch den Thallus. Die Rhizinen auf der Unterseite sieht man in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die zweite von links überwächst einen alten Thallus von Peltigera.

Fig. 4 P. horizontalis. Eine typische zusammengesetzte Rhizine, die aus zahlreichen miteinander vereinten Strängen besteht, und jeder breitet sich beim Erreichen des festen Substrats aus.

Fig. 5 P. horizontalis. Kurze Rhizine, die sich auf einem Moosblatt ausbreitet.

Fig. 6 P. canina. Rhizine, deren Spitze in lockere Erde eingedrungen ist. Einzelne Hyphen stehen von den Seiten ab.

Fig. 7 P. canina. Rhizine, deren Spitze sich über einem Moosblatt ausbreitet.

Fig. 8 P. horizontalis. Eine zusammengesetzte Rhizine, die noch nicht das Substrat erreicht hat, breitet sich bei feuchter Atmosphaere aus.

Fig. 9 P. canina. Konische embryonale Rhizine nahe am Rand.

Fig. 10 P. canina. Detail von den Hyphen am Apex der jungen Rhizine von Fig. 9. Man kann die Fusionen an den Spitzen der Hyphen und die beginnende Differenzierung der inneren longitudinalen Hyphen von den äußeren, losen Hyphen sehen.

Fig. 11 P. horizontalis. Ende des Hyphennetzwerkes einer Rhizine, die ein Moosblatt überwächst (wie es in Fig. 5 gezeigt ist). Apikale Fusionen und der Beginn von Zweigen wird gezeigt.

Fig. 12 P. canina. Die Spitze eines feinen Stranges einer über Moos wachsenden Rhizine aus Fig. 7.

Fig. 13 P. canina. Transversalschnitt einer reifen Rhizine. Die inneren und größeren Hyphen sieht man im Zentrum longitudinal laufen, versehen mit interhyphalen Lufträumen; dann folgen die kleineren longitudinalen Hyphen. Außen sind die losen Hyphen, welche kontinuierlich mit dem unteren Thallus sind.

Fig. 14 P. canina. Einige innere Hyphen einer reifen Rhizine im Transversalschnitt. Vier Fusionen zwischen Hyphen sind gezeigt.

Fig. 15 P. canina. Einige innere Hyphen einer reifen Rhizine im Longitudinalschnitt zeigen rechtwinkelige Fusionen, die der Festigung dienen.

FOTOS

Abkürzungen:
Lup.: Lupenfoto mit dem Wild-Stereomikroskop
Ma. : Foto mit dem Makroring-Blitz-Gerät
Mi. : Mikrofoto mit dem Orthoplan-Fotomikroskop

Foto 1 Parmelia acetabulum: Thallusunterseite mit Rhizinenmuster, am Rande papillenförmige Rhizinen/ Ma.

Foto 2 Parmelia acetabulum: Rhizine mit Fuß längs/ Mi.

Foto 3 Anzia leucobates: Thallusstück mit Rhizine, die vom Spongiostratum umgeben ist. / Lup.

Foto 4 Anzia japonica f. sublinearis: Rhizine/ Mi.

Foto 5 Pannoparmelia anzioides: Thallusloben von der Oberseite, seitlich ragen das Spongiostratum und eine Rhizine mit Fuß hervor/ Lup.

Foto 6 Pannoparmelia anzioides: Schnitt durch Thallus, Rhizine und Spongiostratum/ Mi.

Foto 7 Pannoparmelia anzioides: Spongiostratum (Blasenstränge)/ Mi.

Foto 8 Umbilicaria vellea: Rhizinomorphe längs/ Mi.

Foto 9 Umbilicaria cf. vellea: Thallusknospe längs/ Mi.

Foto 10 Umbilicaria polyrrhiza: Schnitt durch Thallus und Rhizinomorphen/ Mi.

Foto 11 Umbilicaria polyrrhiza: Teil einer Rhizinomorphe/ Mi.

Foto 12 Umbilicaria cylindrica: Thallus (Ø 4 mm) mit Rhizinomorphen, daneben (Pfeil) ganz früher Thallusanfang mit entsprechend kleinen Rhizinomorphen/ Ma.

Foto 13 Umbilicaria cylindrica v. Delisei: Rhizinomorphen/ Lup.

Foto 14 Umbilicaria caroliniana: Rhizine ist mit einem Fuß an einer Fichtennadel befestigt/ Lup.

Foto 15 Umbilicaria proboscidea: Rhizinomorphen nahe dem Thallusrand/Mi.

Foto 16 Physciopsis adglutinata: Schnitt durch Thallus und Rhizine/ Mi.

Foto 17 Physcia stellaris: Schnitt durch Thallus und Rhizine (Rinden-Rhizine)/ Mi.

Foto 18 Anaptychia fusca: Schnitt durch Thallus und Rhizine/ Mi.

Foto 19 Lobaria laetevirens: Schnitt durch Thallus und berindete Mark-Rhizine, Rinde mit kurzen Haaren/ Mi.

Foto 20 Peltigera canina: Übergang Vene-Rhizopte/ Mi.

Foto 21 Sticta weigelii: Schnitt durch Thallus und Rhizine/ Mi.

Foto 22 Nephroma resupinatum: Schnitt durch Thallus und zwei kurze, hafterartige Rindenauswüchse, die eng mit Zellen des pflanzlichen Substrats verbunden sind/ Mi.

Foto 23 Nephroma resupinatum: Übergang von der Rinden- zur Mark-Rhizine (unten Substrat)/ Mi.

Foto 24 Leptochidium albociliatum: Schnitt durch Thallus und unterseitige Rhizohyphen/ Mi.

Foto 25 Leptochidium albociliatum: Schnitt durch Thallus und steife Haare, die einem Pseudocortex entspringen (hier auf der Thallusoberseite)/ Mi.

Foto 26 Nephroma resupinatum: Schnitt durch Thallus und Rhizohyphen/Mi.

Foto 27 Collema crispum v. crispum: Thallus und Teil einer Rhizopte, deren einzelne Hyphen einem Pseudocortex entspringen/ Mi.

Foto 28 Coccocarpia parmelioides: Schnitt durch Thallus und Rhizopten/Mi.

Foto 29 Coccocarpia pellita: Schnitt durch Thallus und Rhizopten/ Mi.

Foto 30 Pannaria pityrea: Schnitt durch Thallus, Eriostratum und Substrat/ Mi.

Foto 31 Pannaria rubiginosa: Schnitt durch Thallus und Rhizopte/ Mi.

Terminologie der Flechten-Anhangsorgane

Tab. 1

Durch die jeweiligen Begriffe sind ähnliche, aber zum größten Teil nicht homologe Bildungen der Lichenes charakterisiert. Die Anhangsorgane sind bei den verschiedenen Flechtengruppen unabhängig voneinander entwickelt worden. Innerhalb verwandter Gruppen handelt es sich jedoch um Homologien, was sich aber meist erst in feineren Differenzierungen und nicht in dieser übergeordneten Begriffsbildung ausdrücken läßt.

Anhangsorgane

(algenfreie Thallusfortsätze)

Haftorgane

(Oberbegriff für Anhangsorgane, die der Anheftung dienen)

Anhangsorgane, die nie oder mindestens primär nicht als **Haftorgane** fungieren.

Primäre Haftorgane

(dienen stets oder vorwiegend der Anheftung und sind bauplanmäßig als Haftorgane angelegt).

Sekundäre Haftorgane oder Hapteren

Verschiedene Anhangsorgane, die nur gelegentlich die Funktion der Anheftung übernehmen oder erst nach Kontaktreiz gebildet werden.

(Hapteren-Funktion kann auch von Thallusteilen übernommen werden, die nicht zu den Anhangsorganen zu rechnen sind, z. B. von Zweigspitzen, Podetienspitzen, auswachsenden Pyknidien oder beliebigen Thallusstellen. Mit der Hapteren-Funktion werden alle diese Gebilde meist algenfrei und könnten dann unter die Definition "sekundäre Haftorgane s. l." fallen.

Lichenorhizen (Sammelbegriff für die ganze Kategorie dieser wurzelähnlichen Anhangsorgane)

Rhizine(n):

kompakter (=in plectenchymartigem Zusammenhang stehender) Hyphenstrang an der Thallusunterseite von ± begrenztem und vorwiegend apikalem Längenwachstum, der zur Anheftung dient oder fakultativ dienen kann und in ± großer Anzahl vorhanden ist.

Rindenrhizinen: von der festen, den Thallus nach unten begrenzenden Cortexschicht gebildete Rh. Bei Flechten mit stark braun pigmentierter Cortex können fortgeschrittene Entwicklungsstadien der Rhizinen eine ebensolche dunkle Rinde und ein helles "Zentrum" aus langgestreckten Hyphen zeigen, das wie Mark wirkt.

Mark-Rhizinen: reine Mark-Rhizinen finden sich nur bei Flechten, denen eine untere Rinde fehlt.

berindete Mark-Rhizinen: die Rhizinen entspringen, bis auf eine dünne Cortexumkleidung, der über der Rinde gelegenen Markschicht.

Rhizopte(n):

lockeres Hyphenbüschel ohne plectenchymatischen Zusammenhang, sonst wie Rhizinendefinition!

Eriostratum: aus Rhizopten gebildete ± zusammenhängende Wollschicht- z. B. bei Pannaria, Coccocarpia u. a.

Rhizohyphe(n):

Rhizinomorphe(n):

rhizinenähnlich gebaute Anhänge der Thallusunterseite, die nicht der Anheftung dienen; (bei einigen peltaten Flechten wie Umbilicaria, Dermatocarpon, Omphalodium hottentottum).

Trabekel:

Lamellen oder Balken auf der Unterseite etlicher Umbilicarien.

Cilie(n):

kompakte, meist länglich-spitze Hyphenstränge, die sich vorwiegend am Rande, bisweilen aber auch auf der Oberseite des Thallus befinden.

Haar(e):

meist einhyphige, ein- bis mehrzellige Auswüchse von Rindenzellen, die an allen berindeten Stellen des Thallus vorkommen können.

an der Unterseite von Erd- und Spaltenflechten verschiedenster systematischer Gruppen. Unterscheiden sich von Rhizinen durch ziemlich unbegrenztes Wachstum, das sowohl apikal als auch interkalar sein kann, das ziemlich tiefe Eindringen ins Substrat und eine damit verbundene unregelmäßige Form, die z. T. an Wurzelsysteme höherer Pflanzen erinnert.

a) Rhizinenstränge bei placodialen Flechten
b) Rhizinenstränge bei einigen Strauchflechten

Rhizohyphenfilz:

lockeres oder zu losen Strängen zusammentretendes Gefilz aus bes. langen Rhizohyphen, das tief ins Substrat hineinwächst, kommt bei einigen placodialen Erd- und Spaltenflechten vor.

Venenstrang:

einzelner, zentraler, aus zusammenlaufenden Venen gebildeter Hyphenstrang bei Peltigera venosa, der rhizinenstrang-ähnlich in Erde eindringt.

Nabel (= Umbilicus)

vorwiegend einzelner, verhältnismäßig kurzer, kräftiger, $\pm$ zentraler kompakter Hyphenstrang an der Unterseite peltater Flechten, der den Thallus unlöslich mit einem festen Substrat (meist Gestein) verbindet.

Haftscheibe:

flache, scheibenförmige Anheftungsstelle bei div. Strauchflechten.

Basalscheibe:

nur einzelne, oder mindestens primäre Haftscheibe, mit der eine Flechte dem Substrat ansitzt.

Hafter:

nach POELT: kurze, nicht fädig verlängerte Anheftungsorgane bei Strauch- und Laubflechten (z. B. bei Hypogymnia u. a.)

gende Bildungen, die in etwas besonderer Weise gebaut sind und hier Erwähnung finden sollen:

Durchlüftungswarzen (= Aerocyrten)

Thallusausstülpungen mit aufgelockertem Zentrum, unterseits bei Omphalodium arizonicum, oberseits bei Parmelia exasperata (= P. aspidota).

Pilema:

polstrige Markschicht als Abschluß der Unterseite, die eine bes. lockere und ausgeprägte Textur zeigt.

Spongiostratum:

Schwammpolster, das aus einem Raumnetz von anastomosierenden Hyphen besteht - auf der Unterseite von Anzia und Pannoparmelia. Das Spongiostratum von Anzia und das von Pannoparmelia sind von etwas verschiedener Organisation und sind auch nicht homolog!

Tab. 1 b

Terminologie of the Lichen-Appendix-Organs

These terms mostly characterise similar but not homologous organs. The appendix-organs have developped independently of each other in the different groups of lichens. If there is a relationship between the groups one can find homologues; but the main-terms will not express this.

Appendix-Organs

(thallus-outgrowths lacking algae)

Attachment-Organs

Primary Attachment-Organs:

are built for attachment according to morphology-plan.

Rh Rhizines:

are compact strands of hyphae which occur on the lower surface in a $\pm$ great number. There is limited growth which takes place mainly apically. These organs are for attachment al least potentially.

R-Rh Cortex-Rhizines: are built by the $\pm$ compressed lower cortex. If lichens have a dark coloured cortex, older Cortex-Rhizines can show a light central-part of long medulla-like hyphae.

M-Rh Medulla-Rhizines: one can find these on lichens which have no lower cortex.

rM-Rh Corticated Medulla-Rhizines: originate mainly from the medulla and have a thin outer cortex.

Rpt Rhizoptes:

are loose, not compact, bundles of hyphae (the other definition like Rhizines).

Eriostratum: a $\pm$ coherent layer of Rhizoptes; e.g. in Pannaria, Coccocarpia.

Rhy Rhizohyphae:

rh Lichenorhizen: collecting-term for all these "root-like" appendix-organs.

Hpt Secundary Attachment-Organs or Hapteres

Some appendix-organs become attached or are built only if continuously touched by a thing. In some lichens any part of the thallus, podetia and pycnidia can take over attachment-function and become Hapteres.

Appendix-Organs which are never or primary not for attachment

Rhm Rhizinomorphes:

outgrowths on the lower surface of some peltate lichens shaped like rhizines but are not for attachment (e.g. in Umbilicaria, Dermatocarpon, Omphalodium hottentottum).

Trabeculae:

some Umbilicaria have beam-like structures on their lower surface.

C Cilia:

marginal longish-acute organs consisting of compact strands of hyphae. Sometimes they occur on the upper surface.

Ha Hairs:

one- or multicellular outgrowths from cortex-cells; mostly single-row threads, can occur on all corticated parts of the thallus.

the ends) on the lower surface of soil- and cleft-lichens of diverse systematic groups. They differ from Rhizines by a nearly unlimited growth which can be apically or intercalary, and by a rather deep penetration into the substratum, and by an irregular branched shape, that looks like roots of higher plants.

a) Rhizinose-Strands of placioid lichens
b) Rhizinose-Strands of some fruticose lichens.

Rhyf Rhizohyphae-Felt:

loose brushes of long rhizohyphae which go deep into the substratum, occuring in some placioid soil- and cleft-lichens.

Vstr Venenstrang (Vein-Strand):

Peltigera venosa shows a single, central strand which is built by veins, penetrating in the soil like a Rhizinose-Strand.

U Umbilicus (Nabel):

mainly a single, $\overset{+}{-}$ short, stout, compact strand of hyphae, centrally on the lower surface of peltate lichens which fixes the thallus to a hard substratum (mostly rock).

Hs Fixation-Disc (Haftscheibe):

Many fruticose lichens are attached by one or more flat discs. If there is only one disc then it is often called "Basal-Holdfast" or Basal-Disc.

H Hafter:

flat attaching-organs of some fruticose and foliose lichens, e.g. Hypogymnia (term from POELT 1969).

Aerocyrtes (Durchlüftungswarzen):

thallus-warts, inner with a loose plectenchym, can have breathing pores;
in Omphalodium arizonicum: on the lower surface,
in Parmelia exasperata (syn. P. aspidota): on the upper surface.

P Pilema:

pad-like medulla on the lower surface with an especially loose texture.

Sp Spongiostratum:

layer of net-like anastomosing hyphae on the lower surface of Anzia and Pannoparmelia. The Spongiostratum in these two genera is not homologous.

Überblick: Das Vorkommen von Anhangsorganen bei den verschiedenen Flechtenfamilien (System nach POELT):

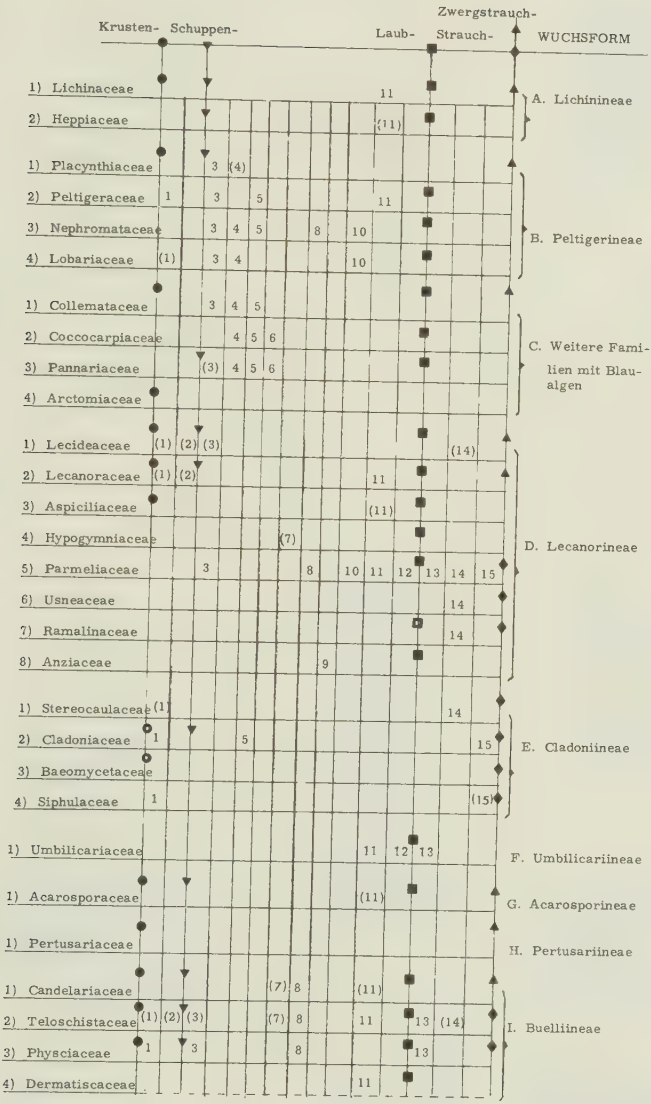
Tab. 2

Rhstr	Rhyf	Ha	Rhy	Rpt	E	H	R-Rh	M-Rh	rM-Rh	U	Rhm	C	Hs	Hpt
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15

(..) = nach Beschreibungen aus der Literatur, nicht selbst überprüft

Tab. 3

VIII. Ordnung Lecanorales



K. Bei 9 weiteren Familien unklarer Stellung ist durchweg die Krustenform, nur in einem Fall die Schuppenform erreicht. Anhangsorgane sind hier nicht bekannt.

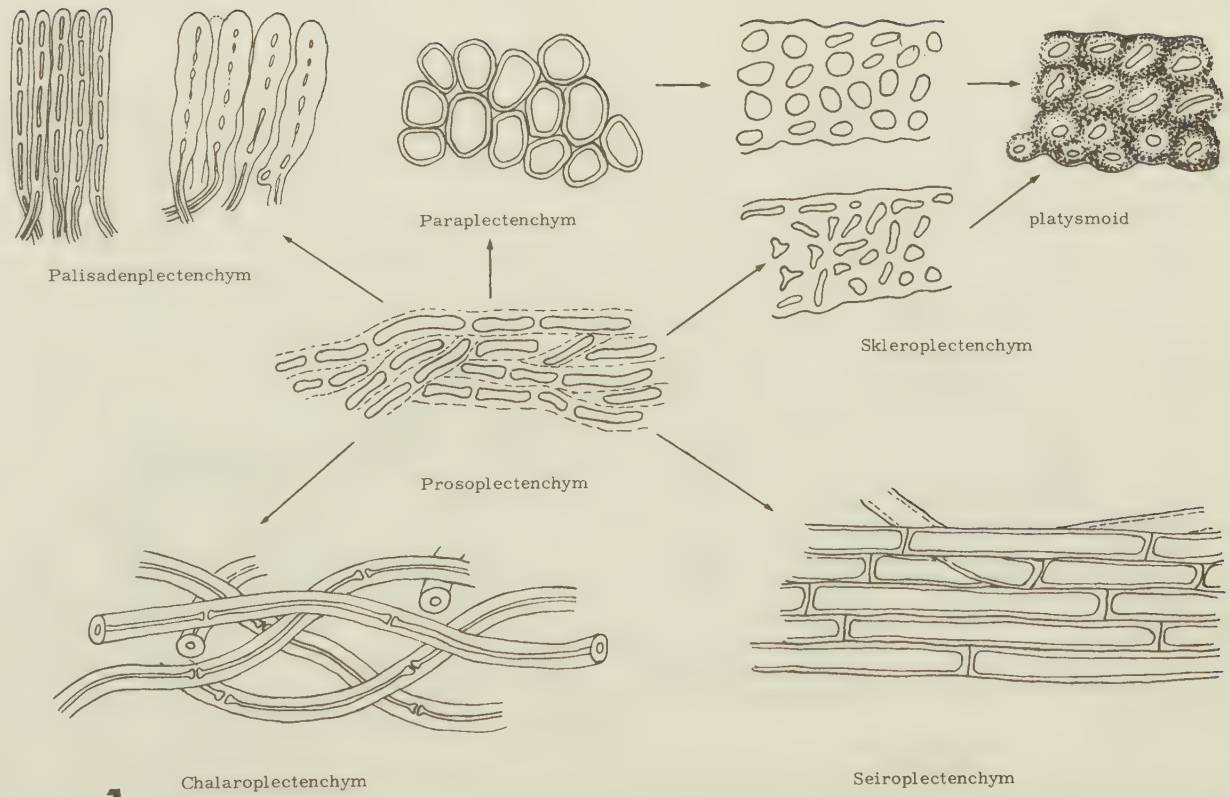
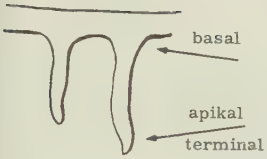
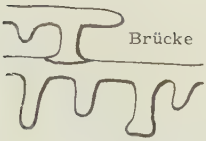

Palisadenplectenchym
Paraplectenchym
platysmoid
Skleroplectenchym
Prosoplectenchym
Chalaroplectenchym
Seiroplectenchym

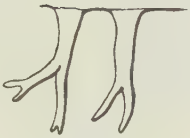
Fig. 1



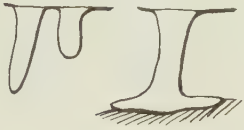


bulbate Cilien

dendromorph



dichotom



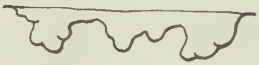
einfach Fuß

granulös

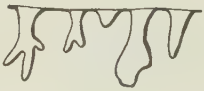
Rhizinen- Muster

Papillen
(rudimentär)

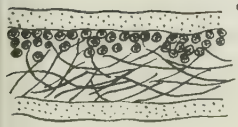
Pfeifenputzer-
Rhizine



plethomorph



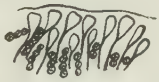
polymorph



obere Rinde
(Cortex)

Mark =
Medulla

untere Rinde



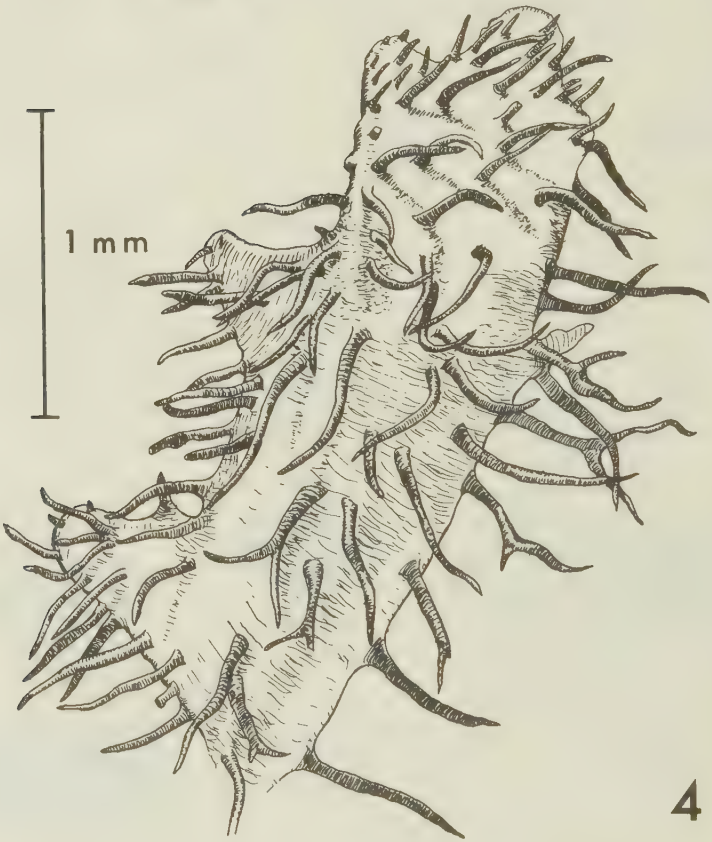
Pseudo-
cortex

Corticoid (nach POELT)

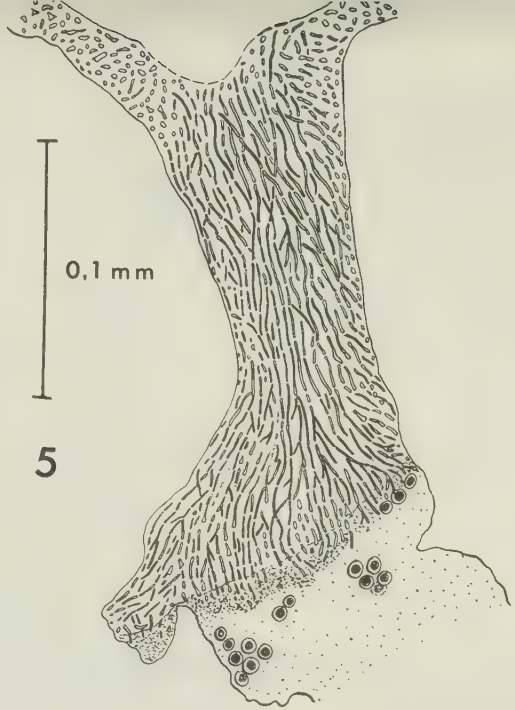
2

Mantelschicht
(nach REINKE)

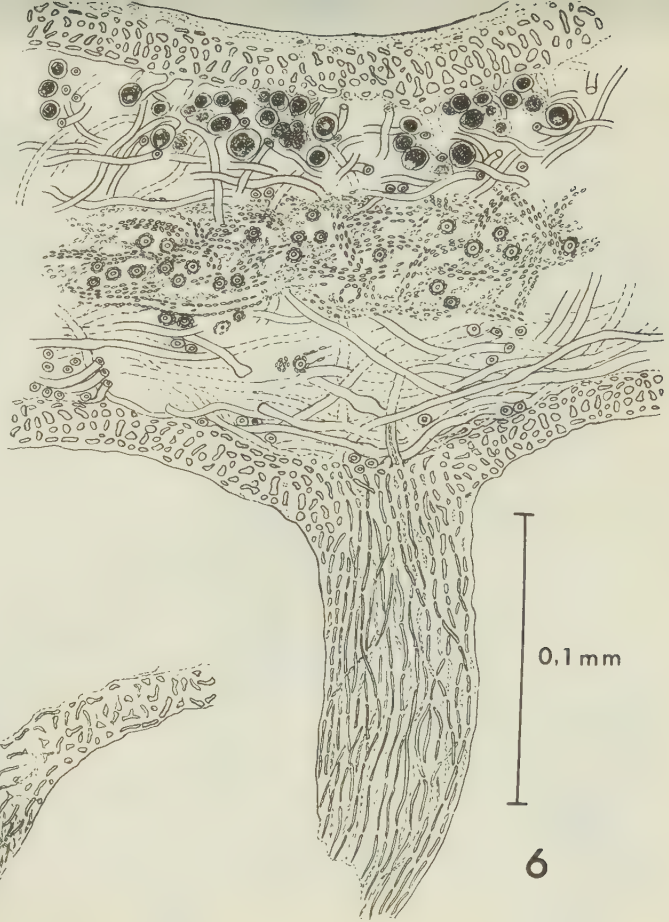
3



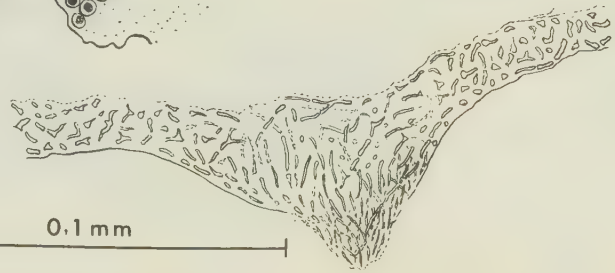
4



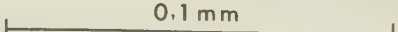
5

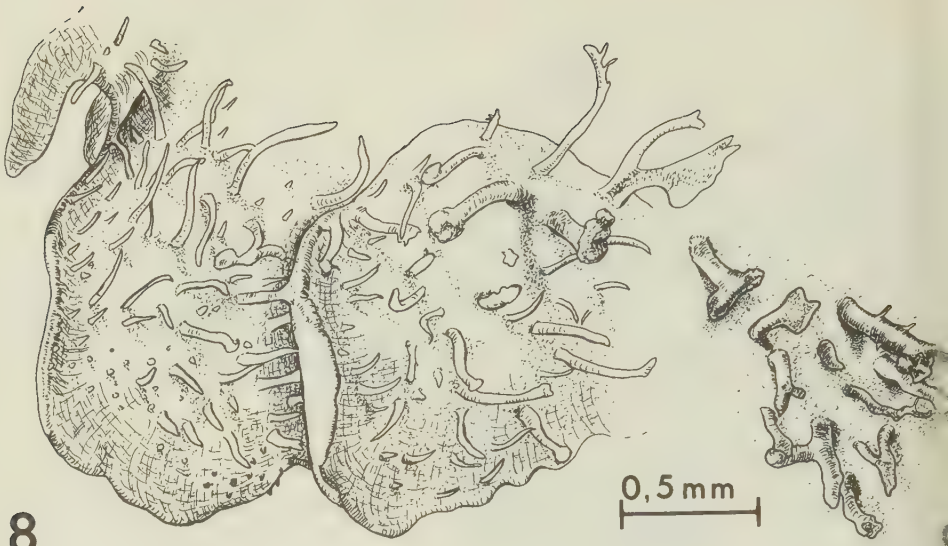


6

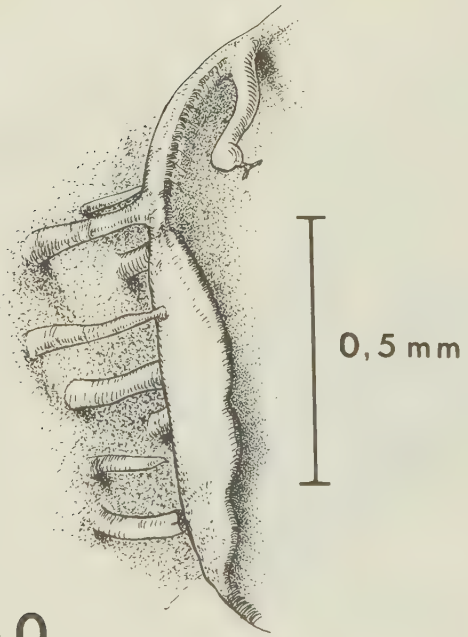


7



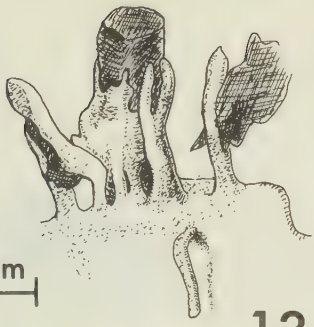


8



10

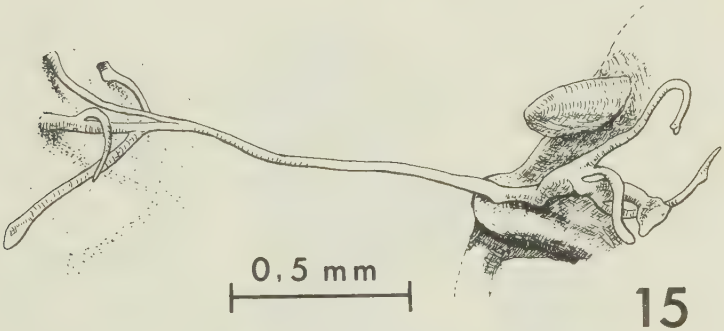
12



0,5 mm

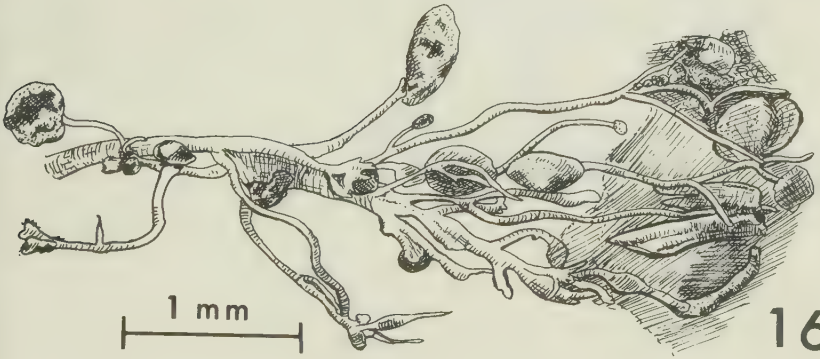
13

14



0,5 mm

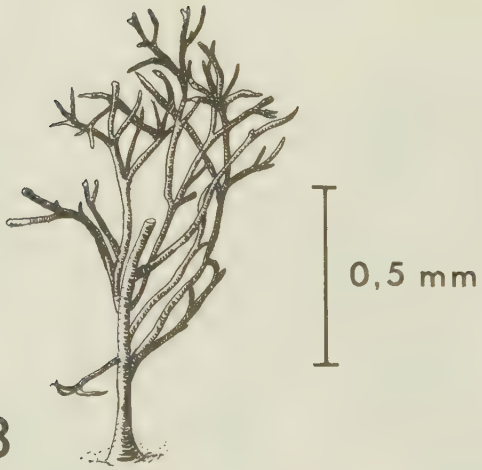
15



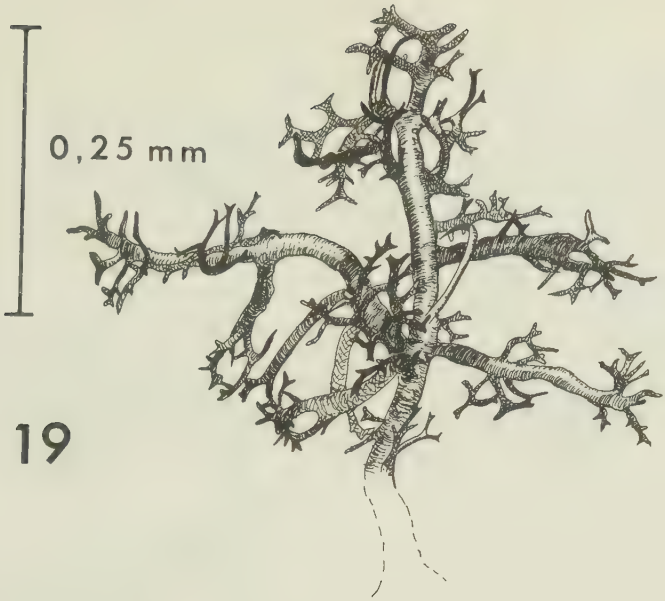
1 mm

16

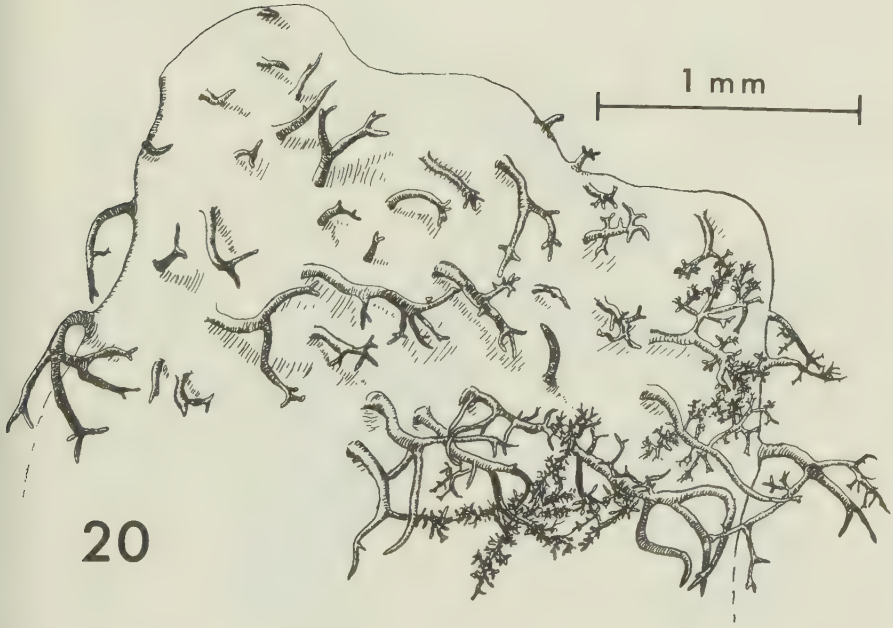
17



18



19

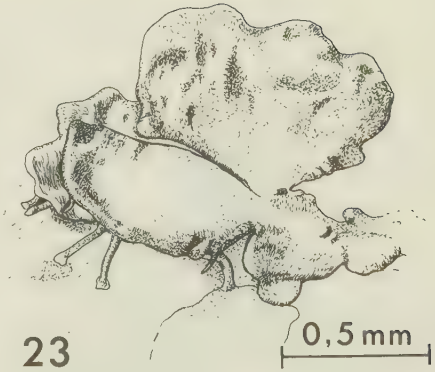


20

21

0,5 mm

22



23

0,5 mm

24

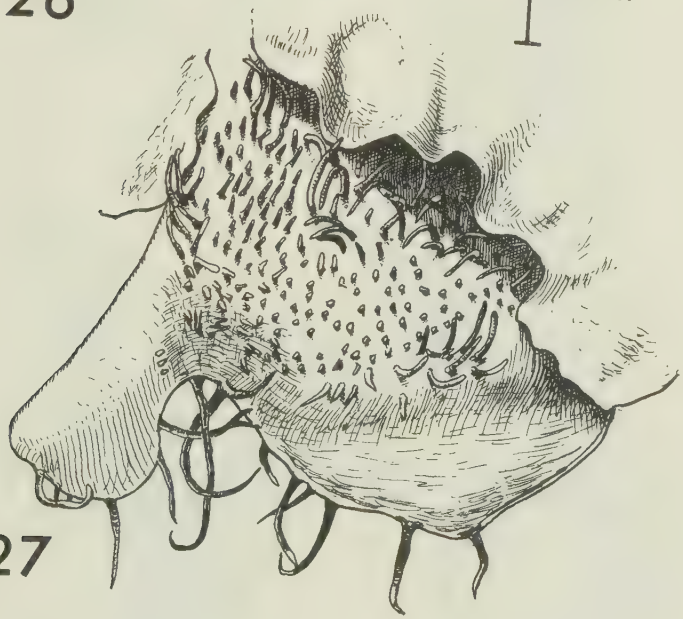
0,5 mm

25

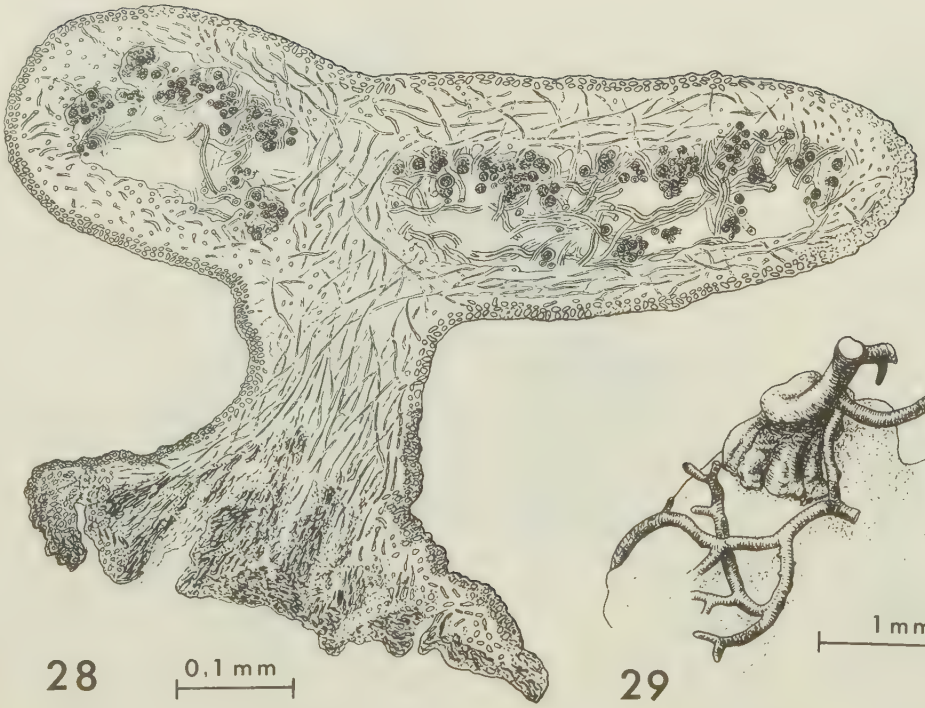
0,5 mm

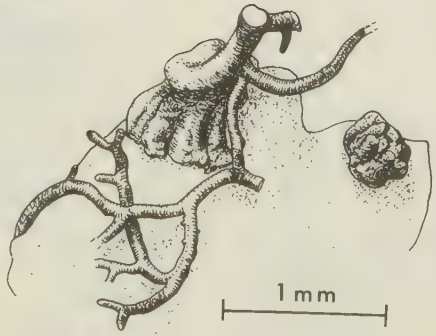
26

1 mm

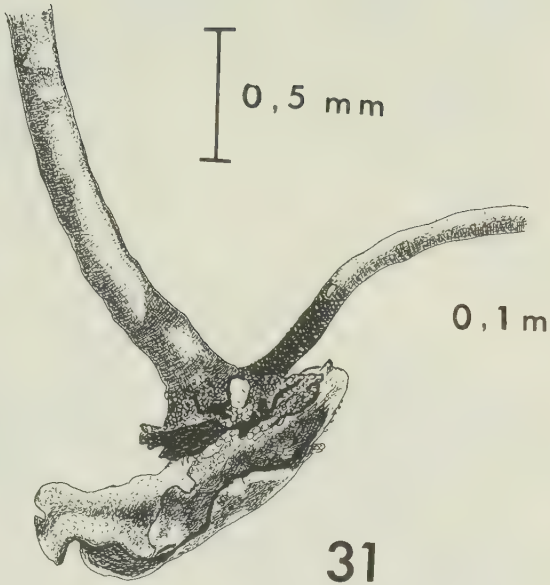


27

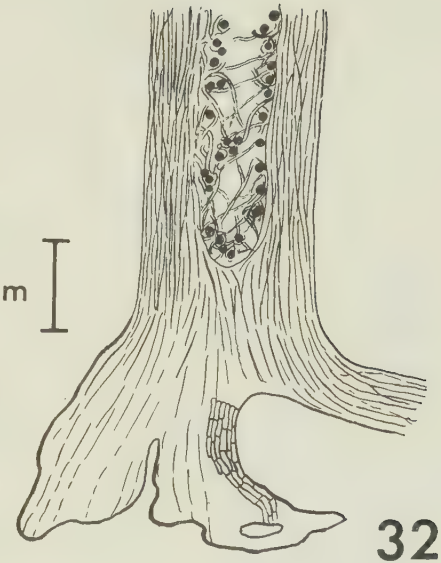

28
0,1 mm


1 mm
29

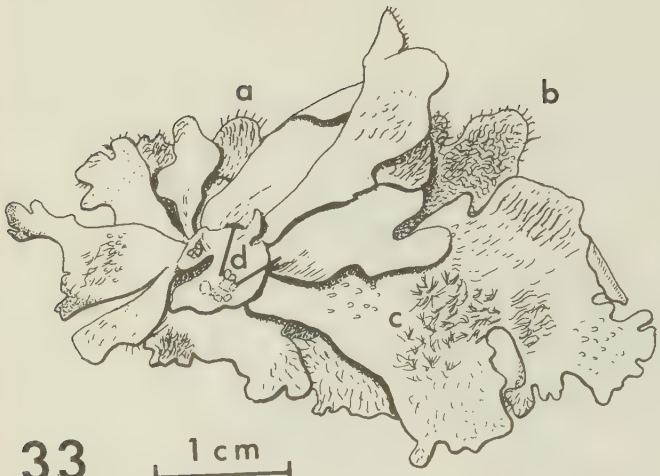
0,1 mm
30



31



32

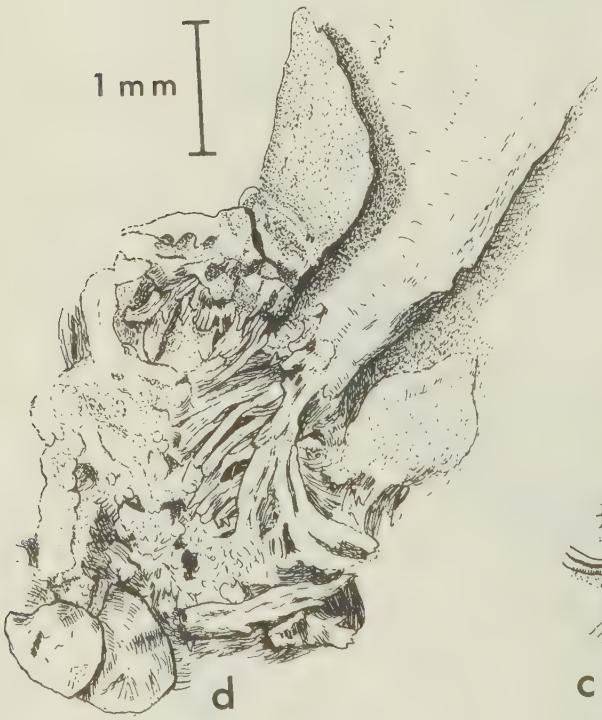


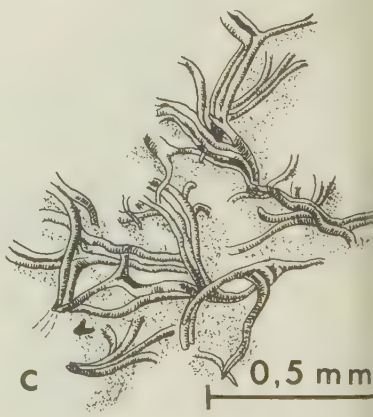
33

1 cm

0,5 mm

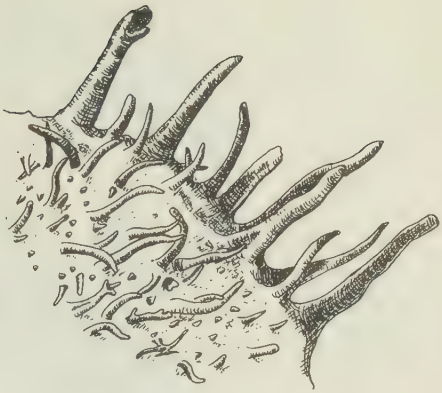
1 mm





0,5 mm

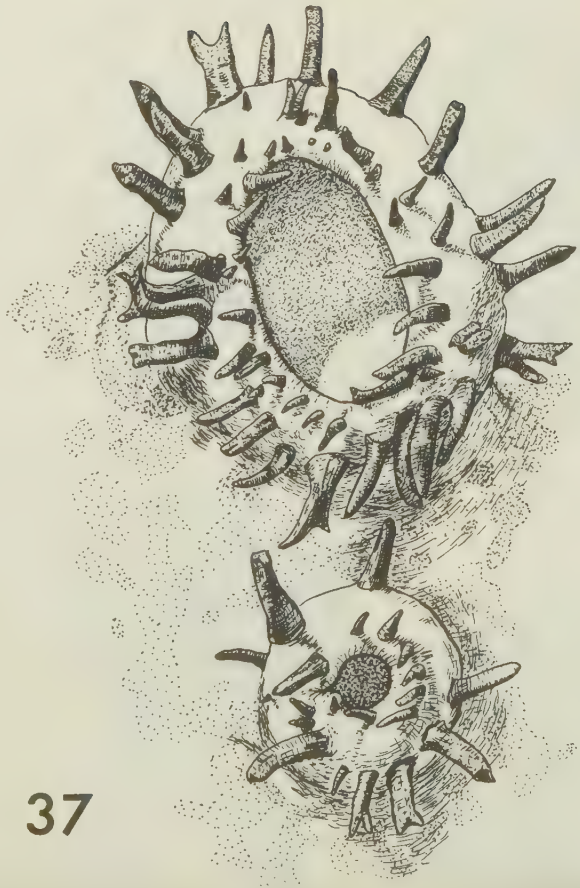
34 1 cm



0,5 mm
35 + 36

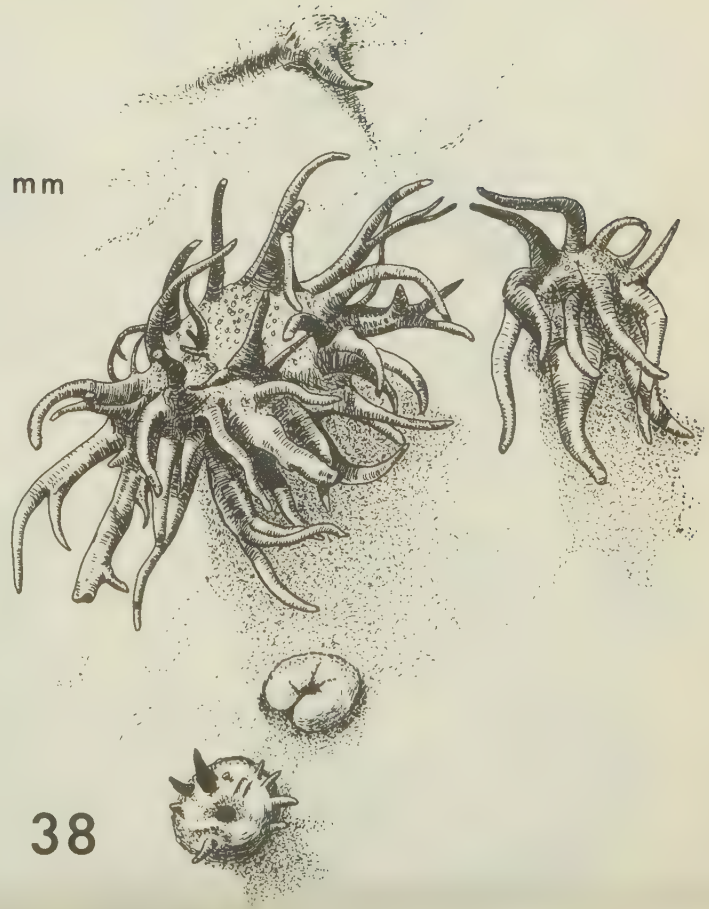
35

36

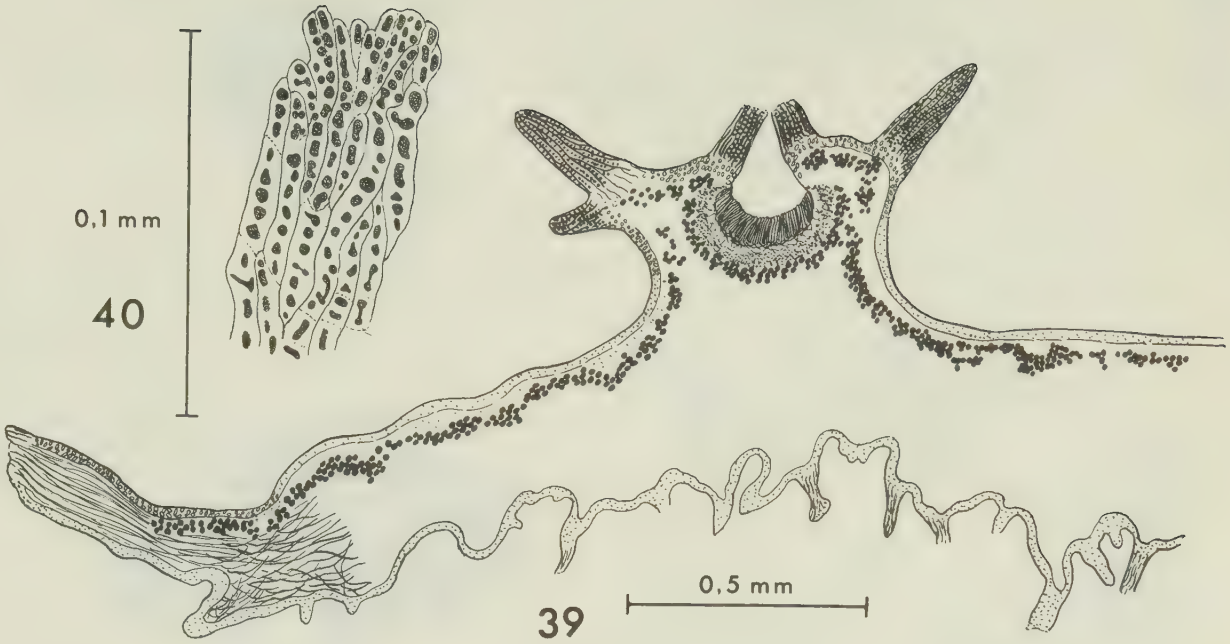


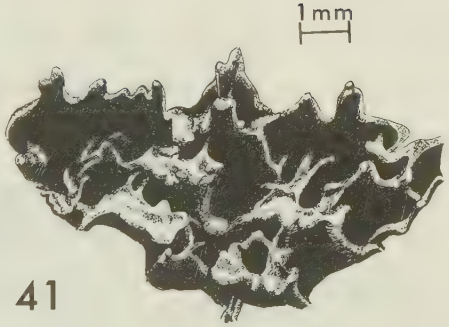
0, 5 mm

37

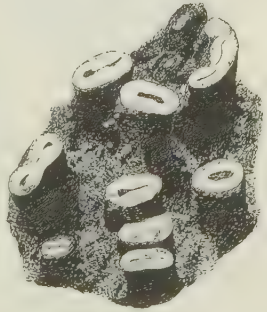


38


0,1 mm
40
0,5 mm
39

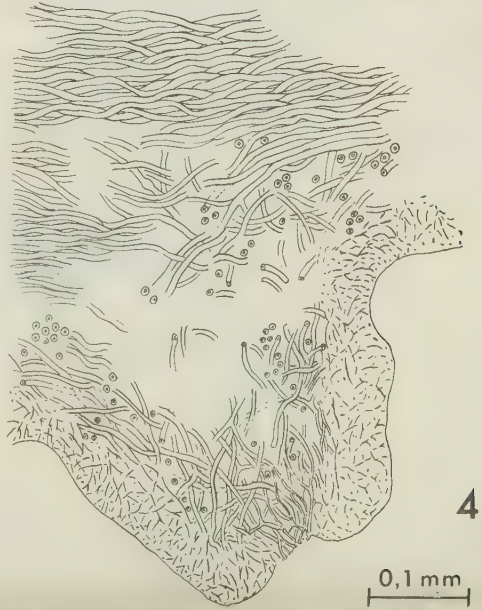


41

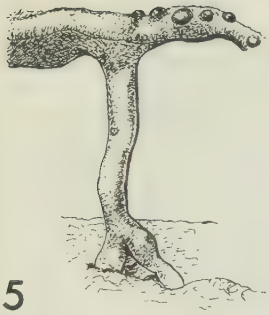


42

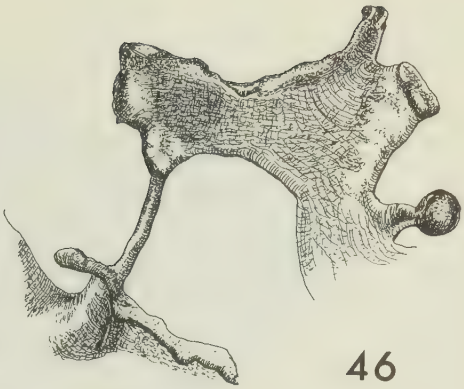
43



44

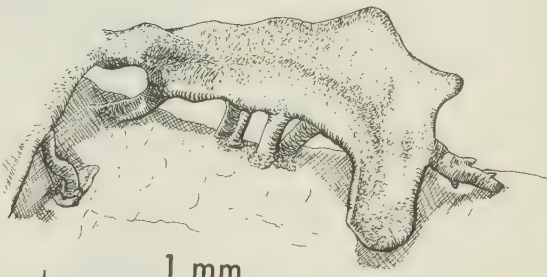


45

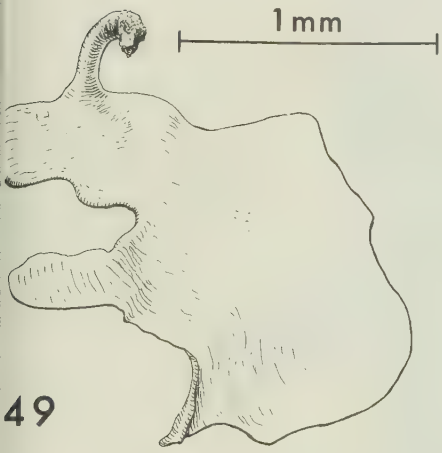


46

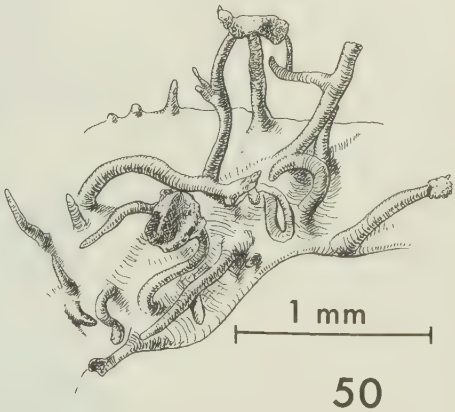
.7



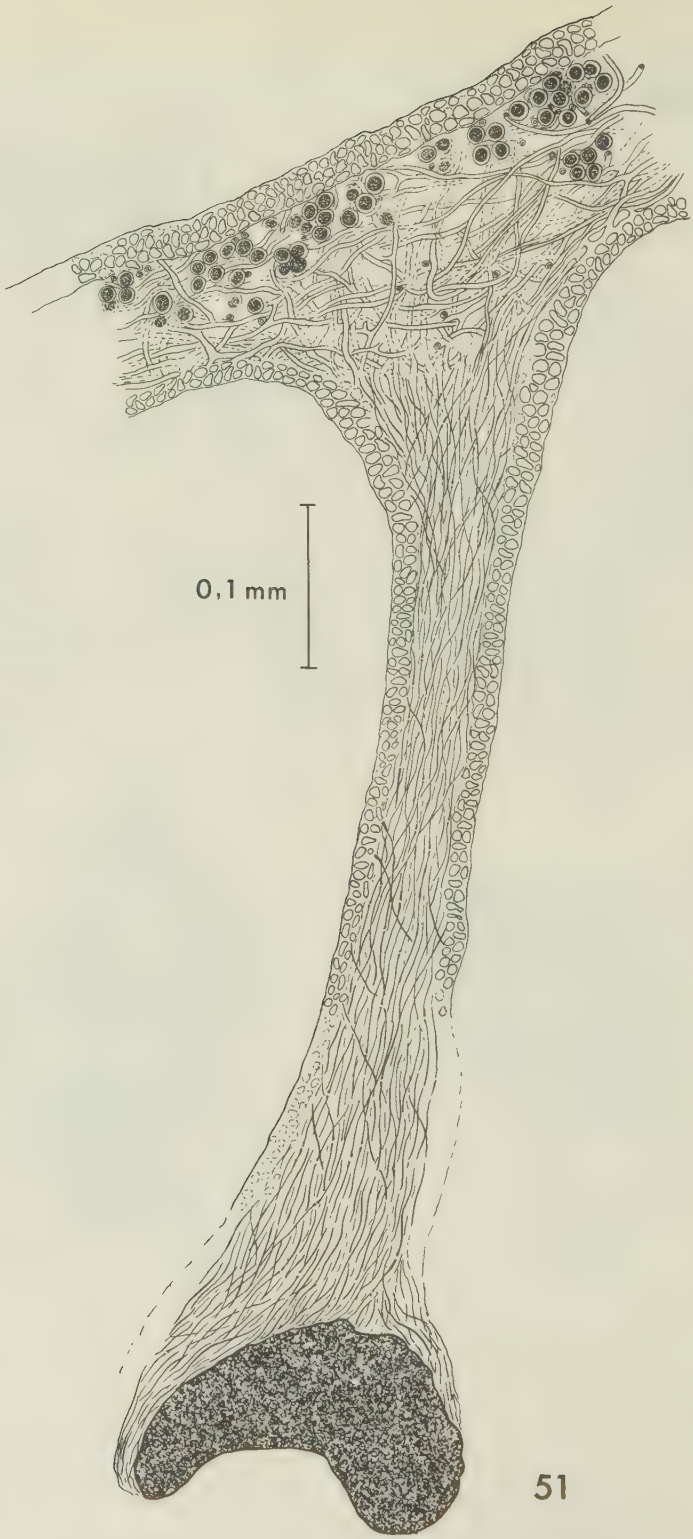
48



49

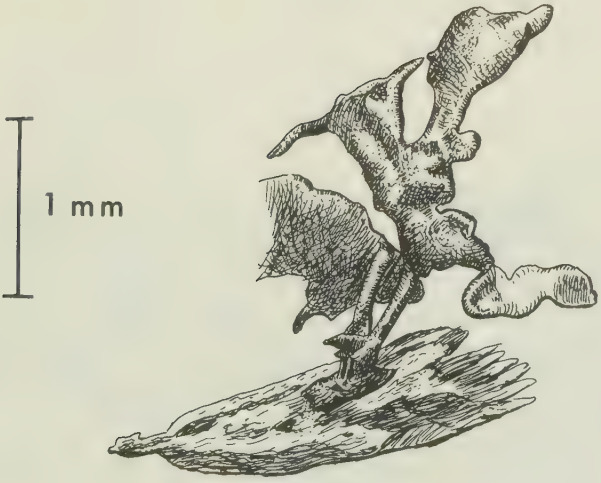


50



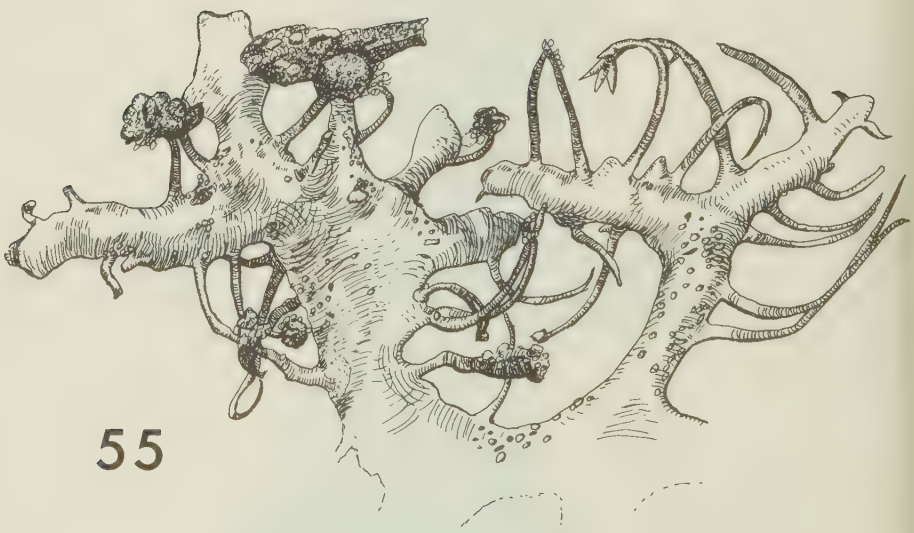
51

52

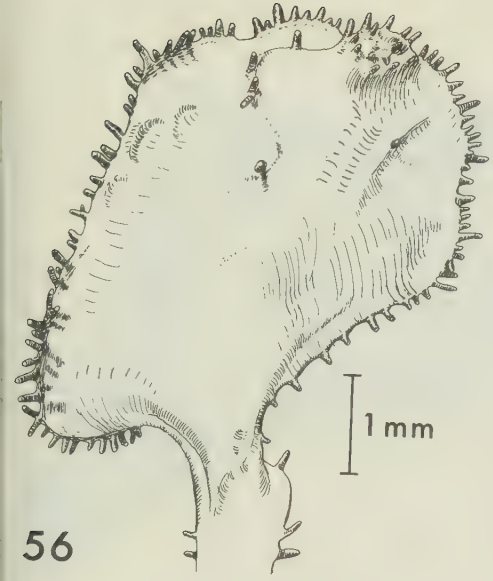


53

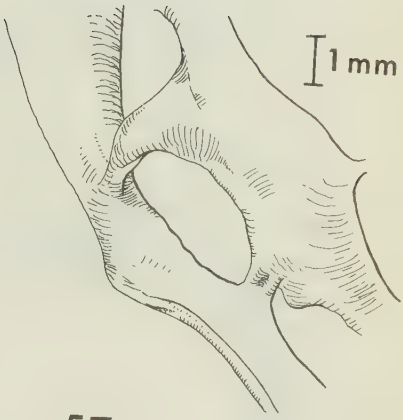
54



55

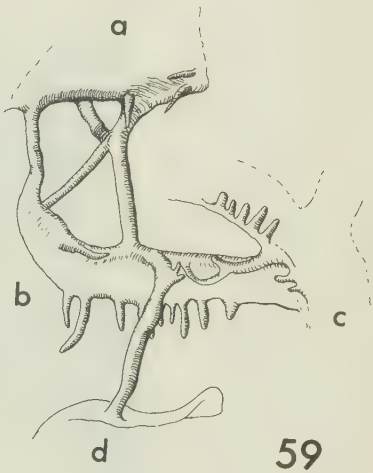


56

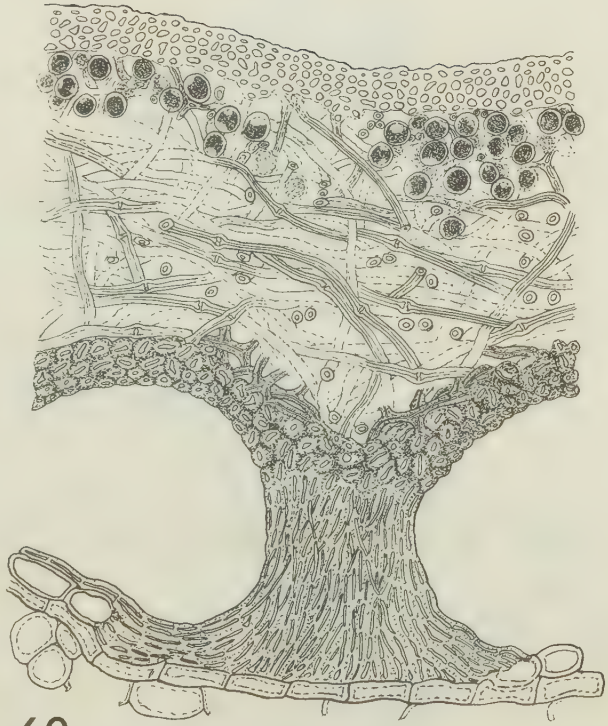


57

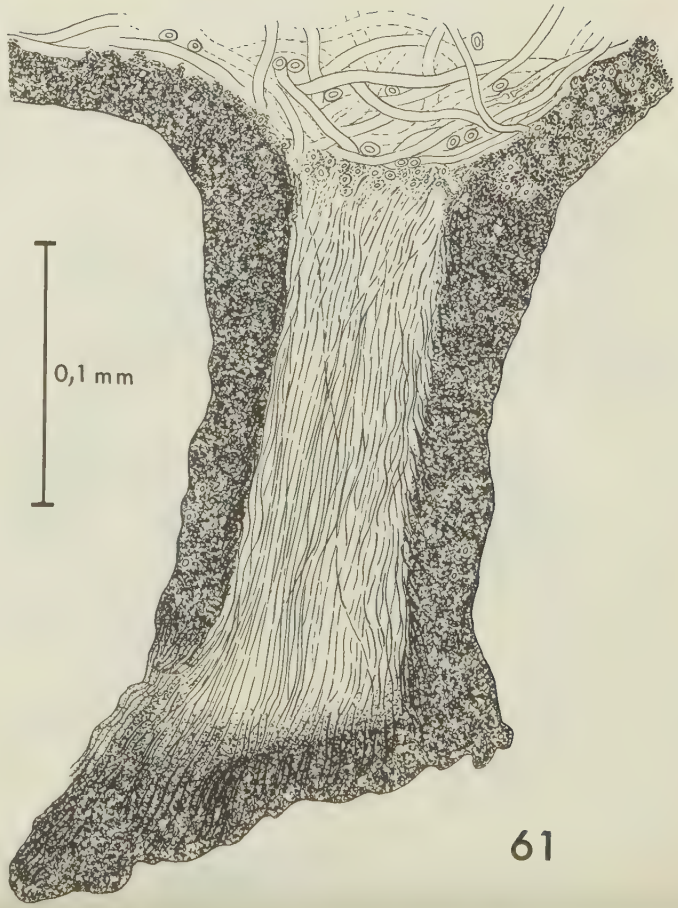
58



59



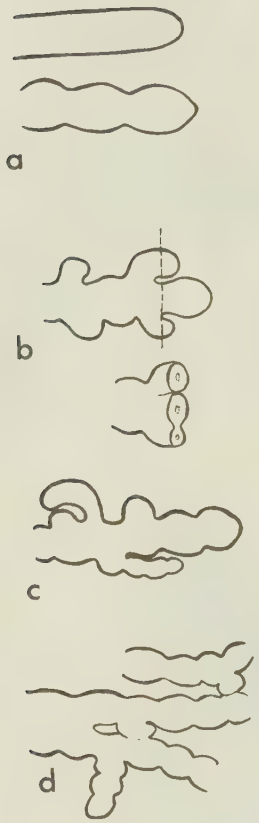
60



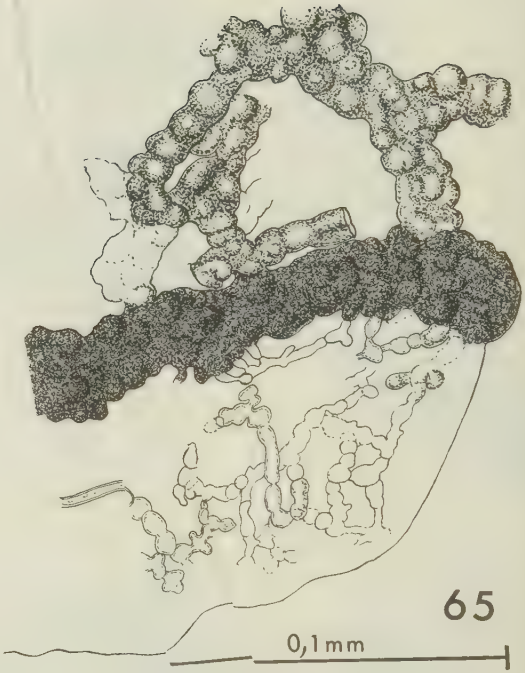
61

62

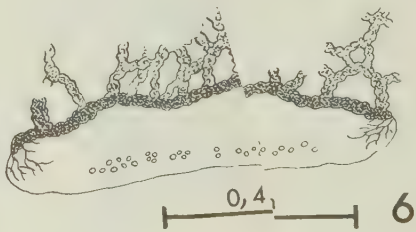
63



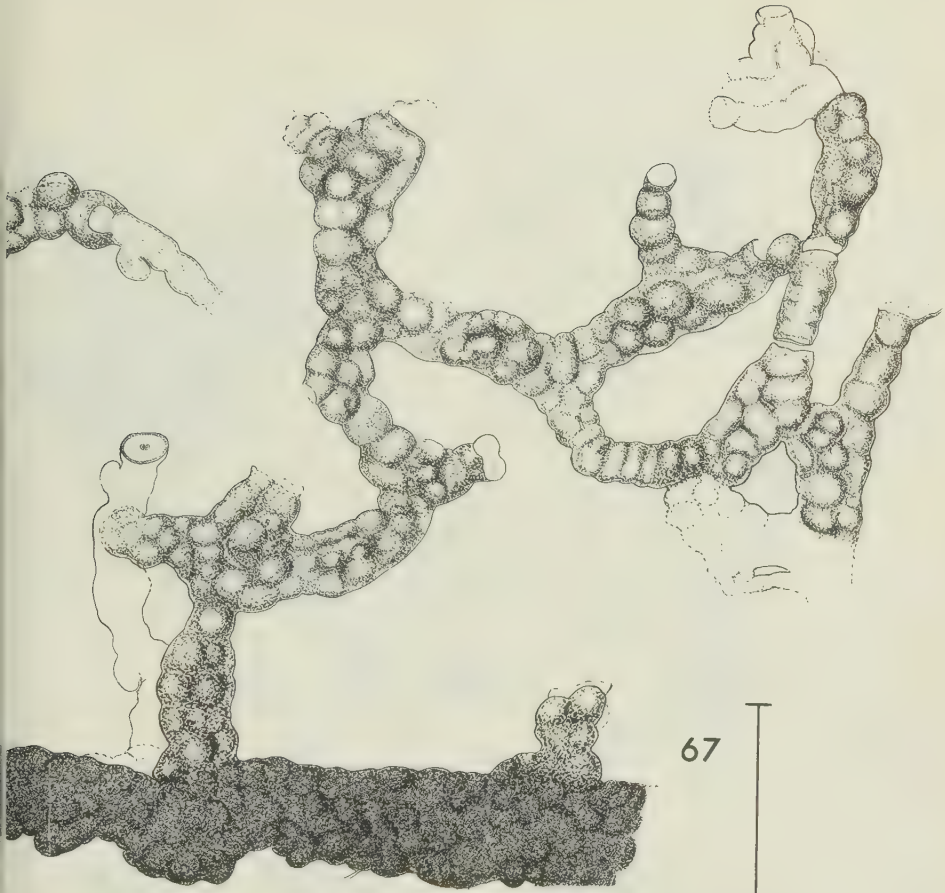
64



65

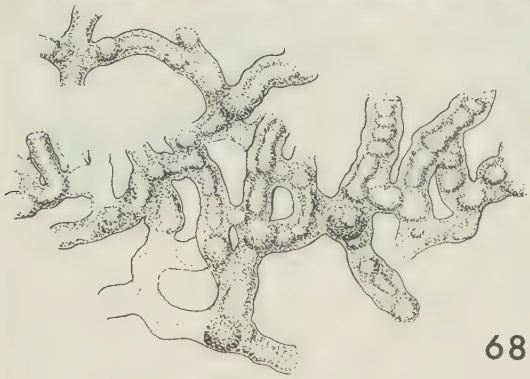


66

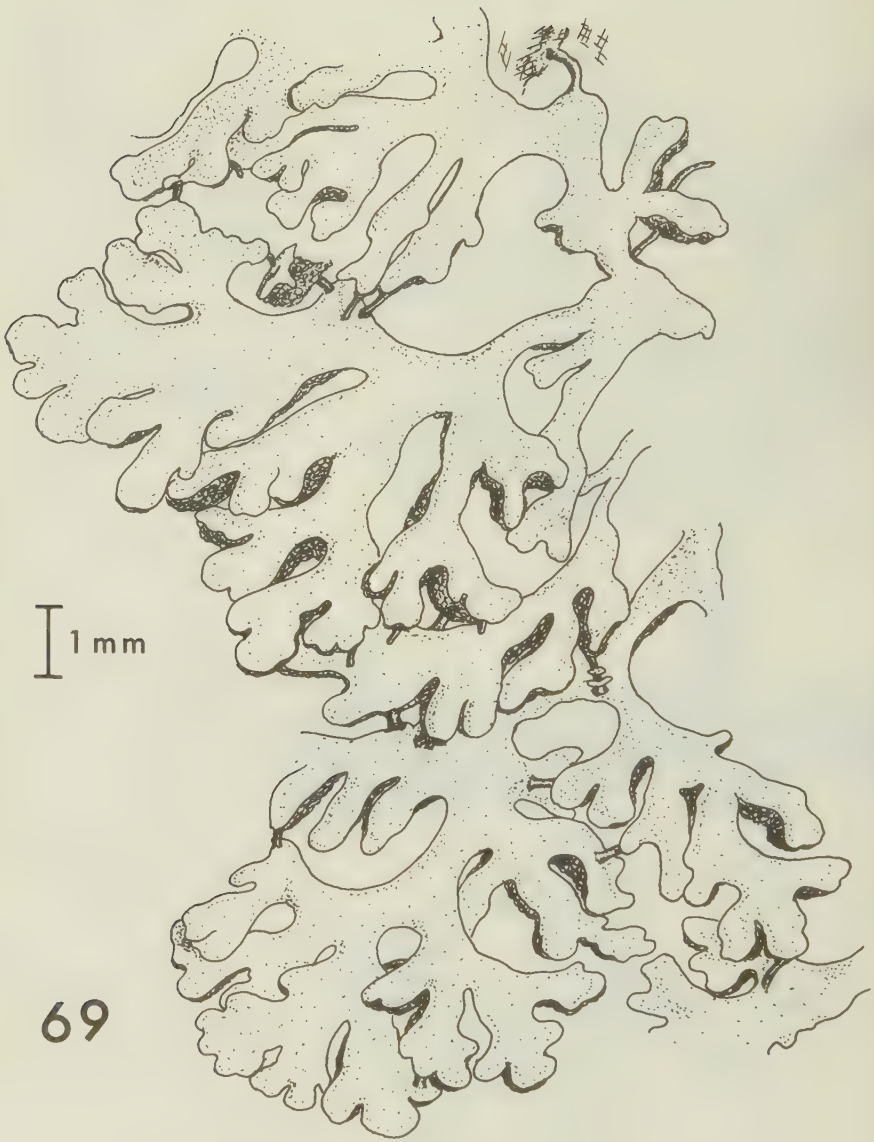


67

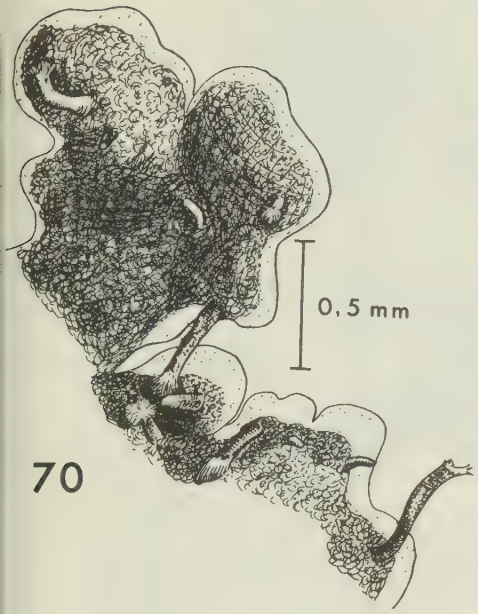
0,1 mm



68



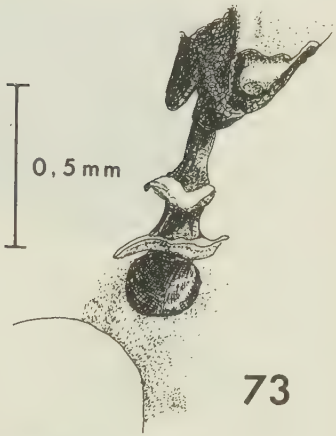
69



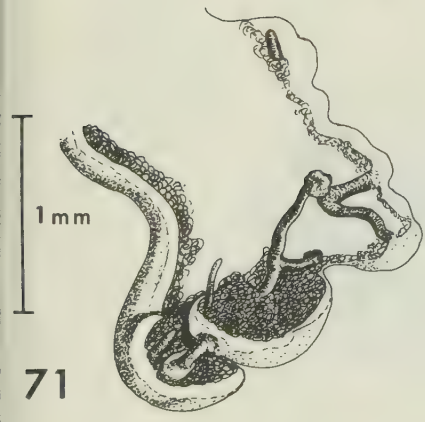
70

0,5mm

72



73

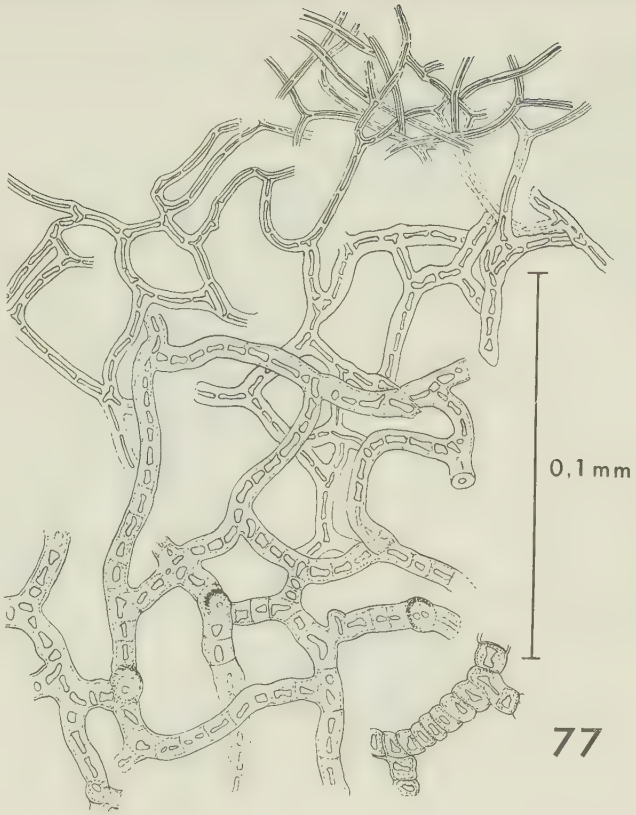


71

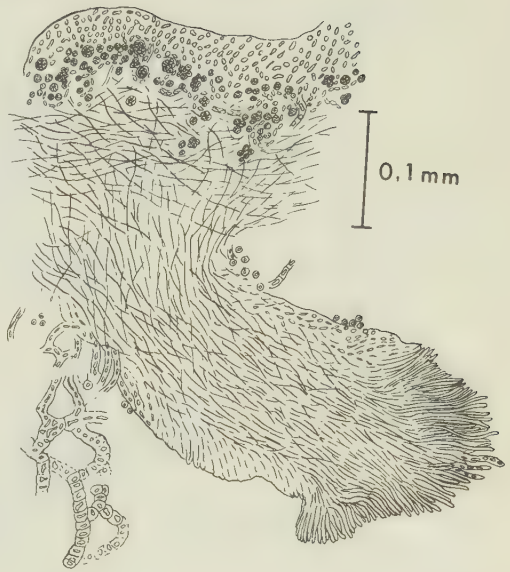
74

75

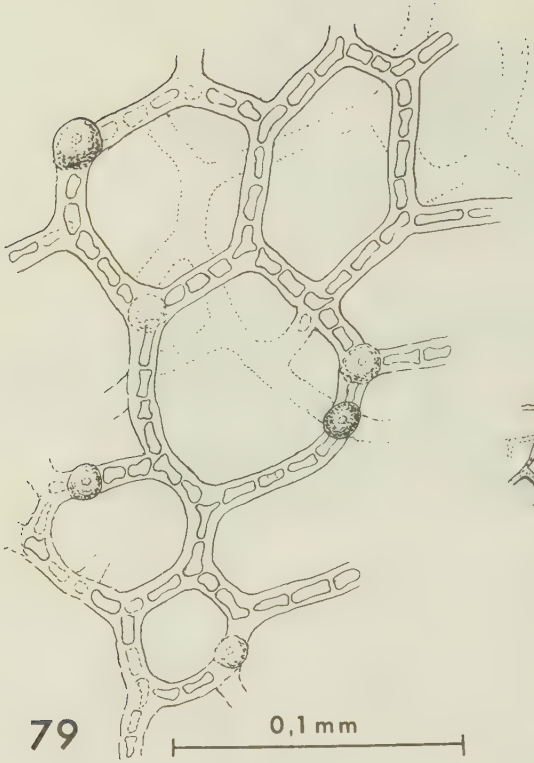
76



77

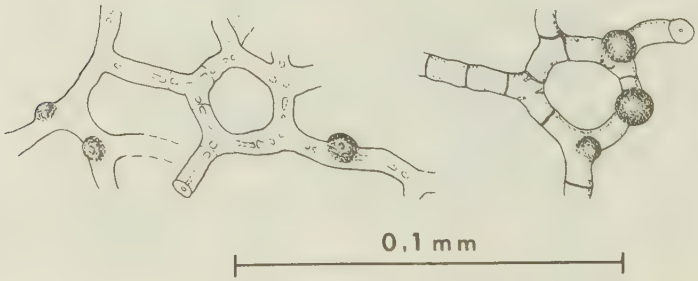


78


79
0,1 mm

80
1 mm

81
0,1 mm


82
0,1 mm

83

84

85

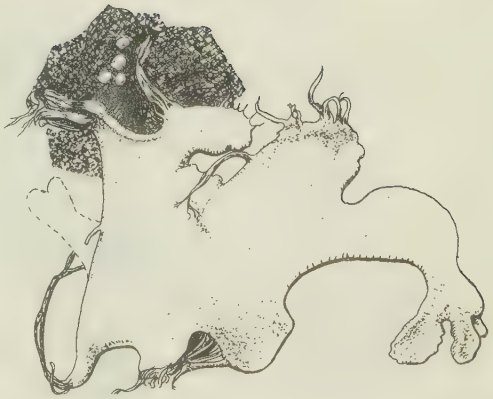
86

87

0.5 mm

88

1 mm

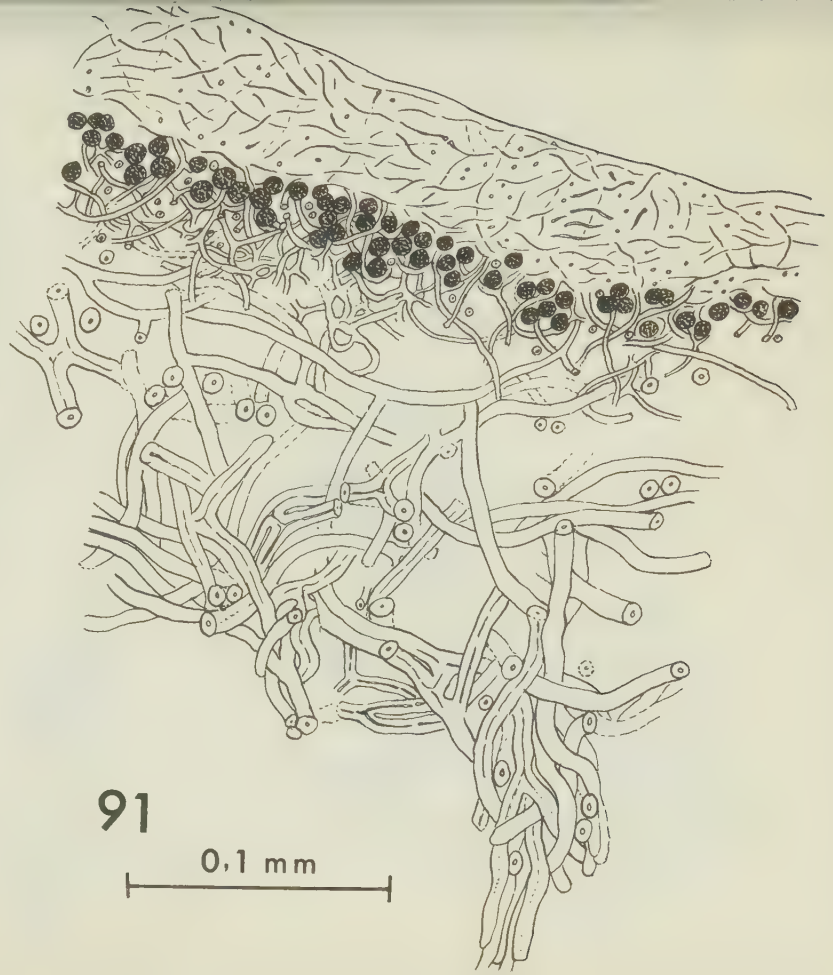


89

1 mm

90

1 mm



91

0,1 mm

2 mm

92

2 mm

93

4

1 mm

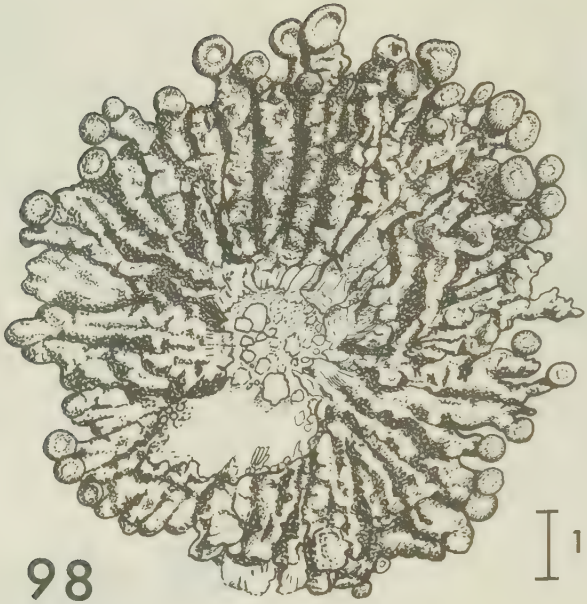
96

5 mm

97

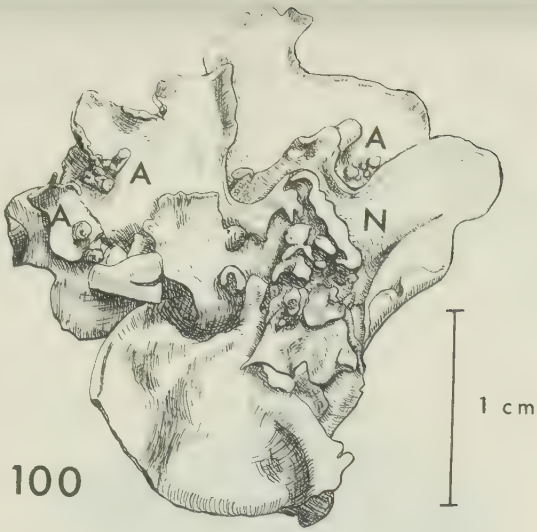
1 mm

95



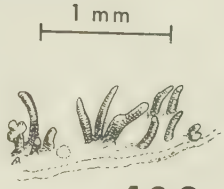
98

99

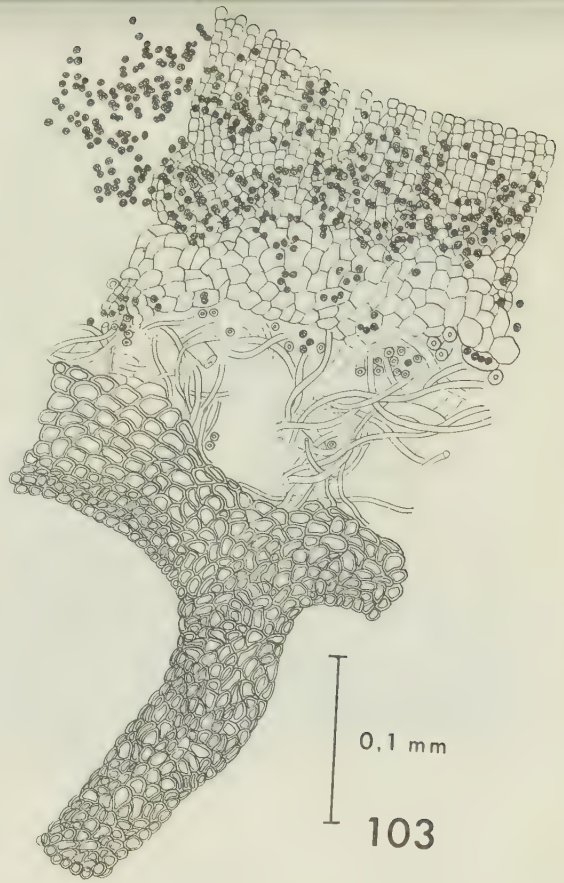


100

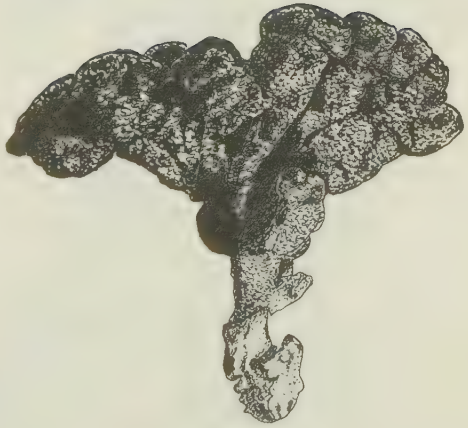
101



102

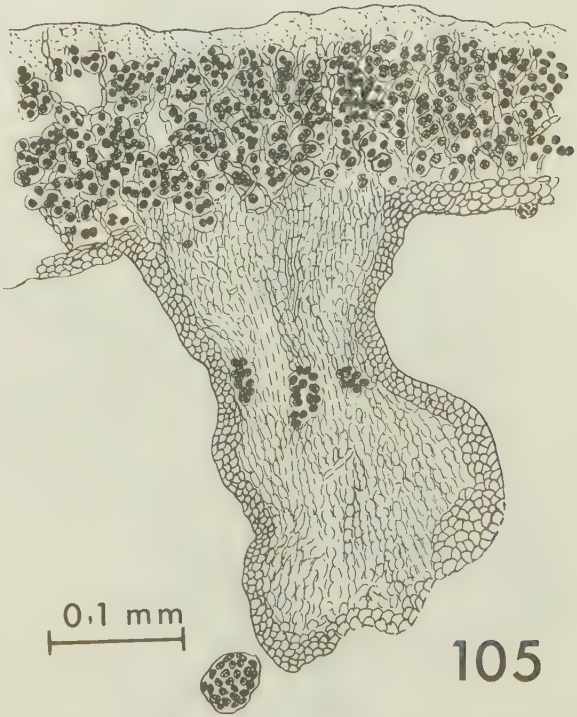


103



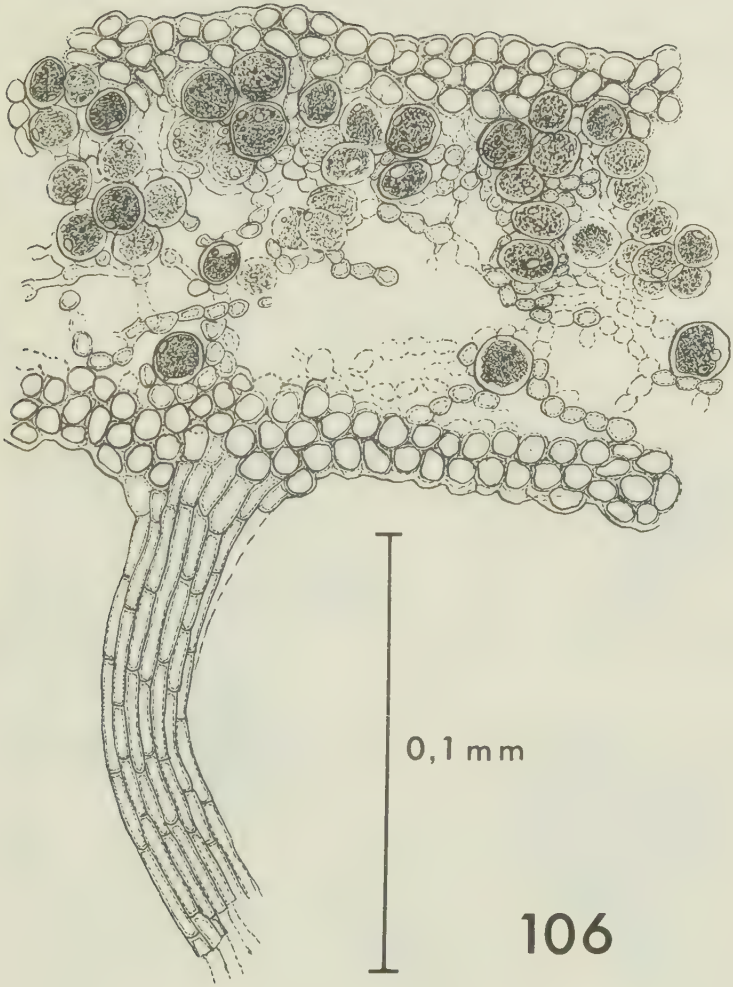
0,5 mm

104

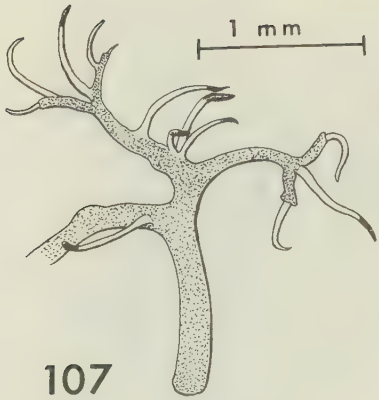


0,1 mm

105

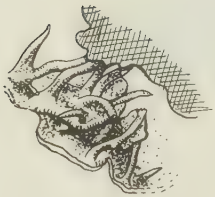


106



107

108 1 mm



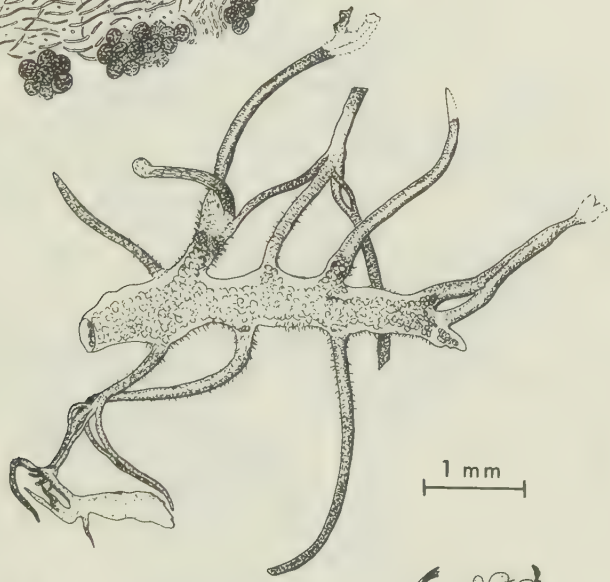
109 0,5 mm

112 1 mm

110

111 0,5 mm

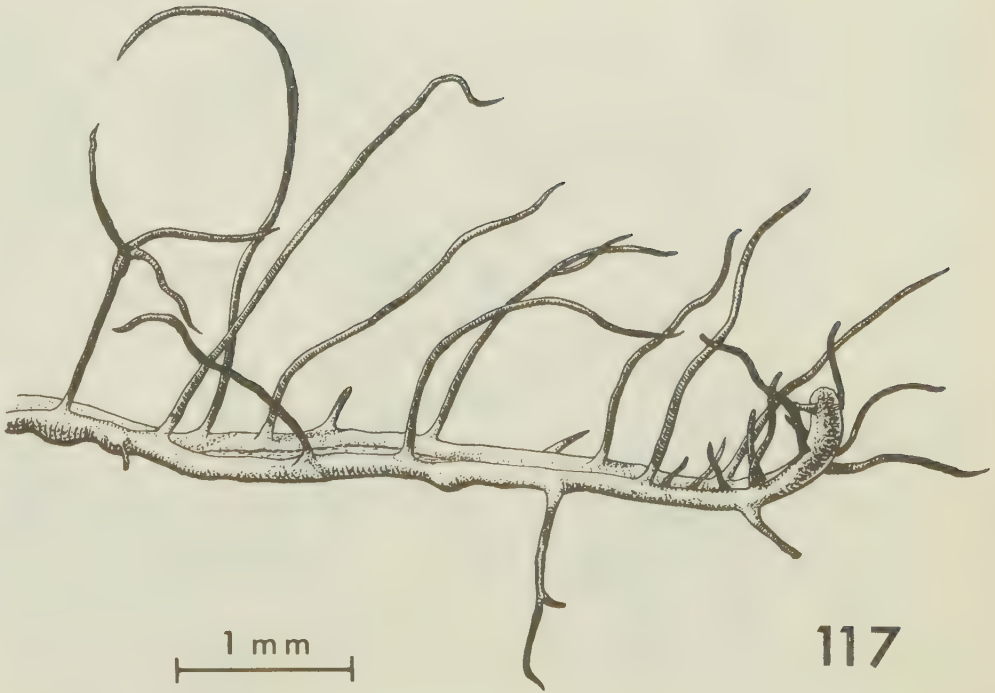
113



114

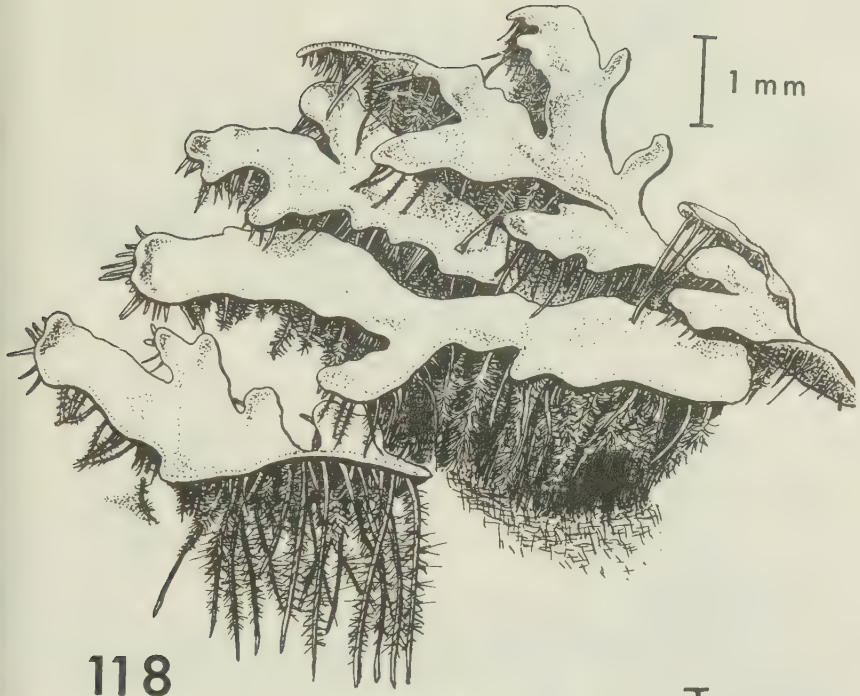
115

116 0,5 mm

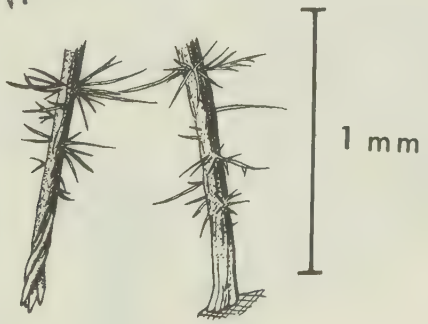


1 mm

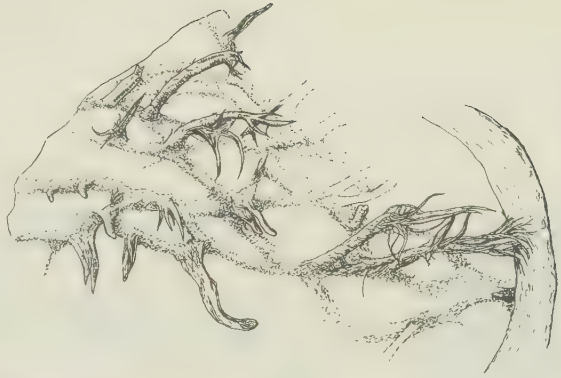
117



118



119



120

1 mm

121

122

5 mm

123

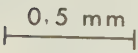
124

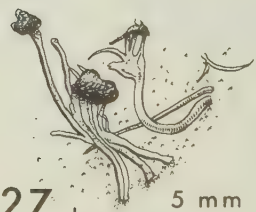
125

128

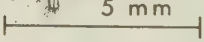
129

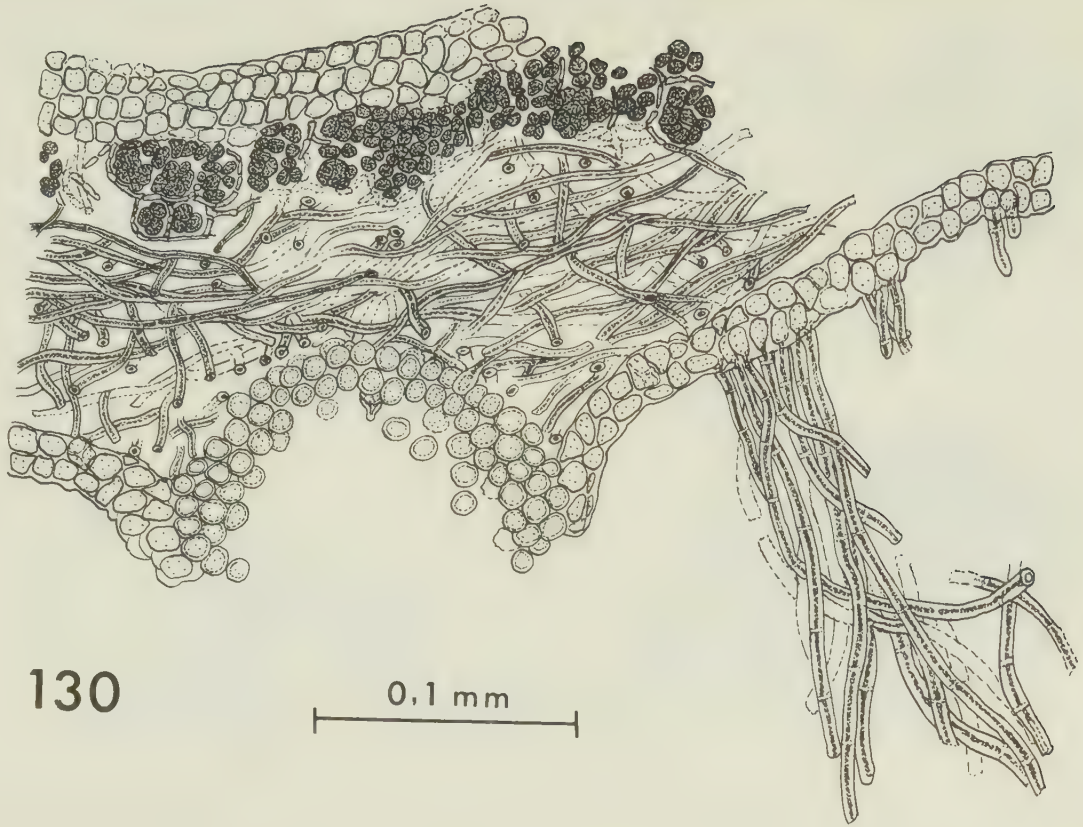
126





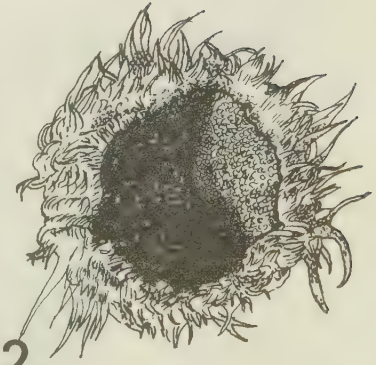
127




130
0,1 mm

131

1 mm



132

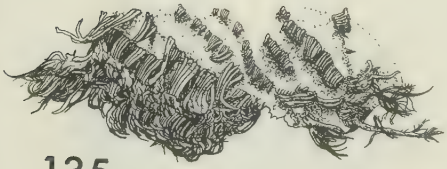
1 mm

133

134

1 mm

137 1 mm



135

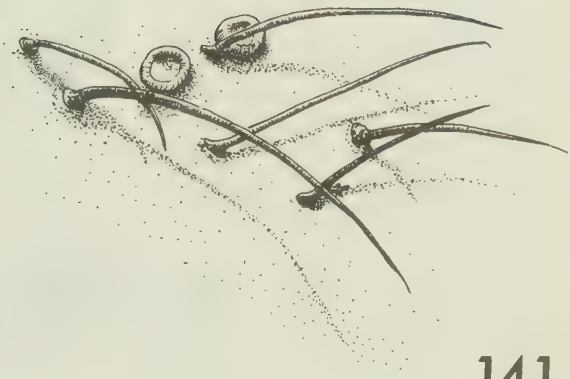
136 0,5 mm

138 1 mm

139

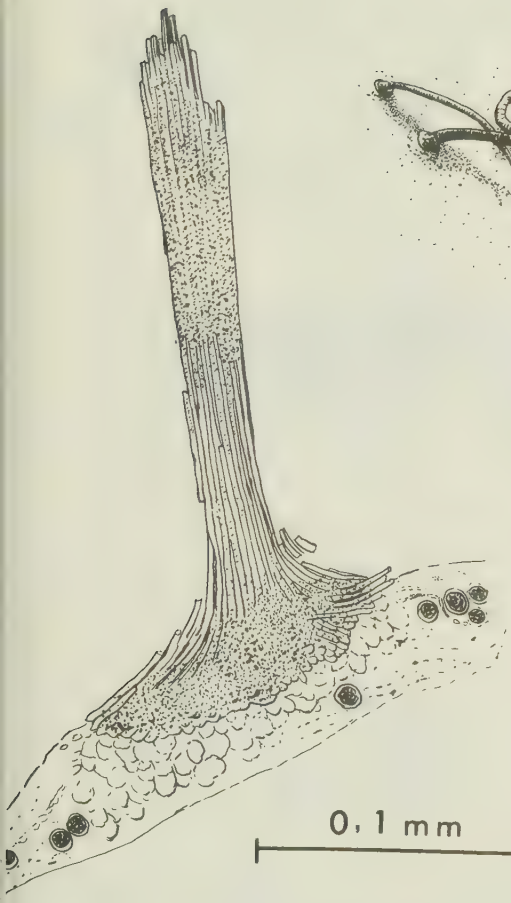
1 mm

140



141

1 mm



142

0.1 mm

143

1 mm

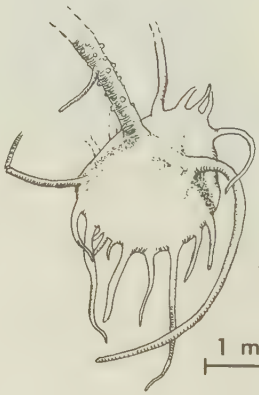
146

1 mm

147

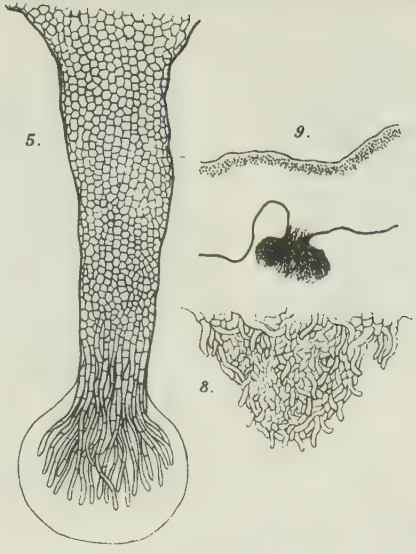
144

145

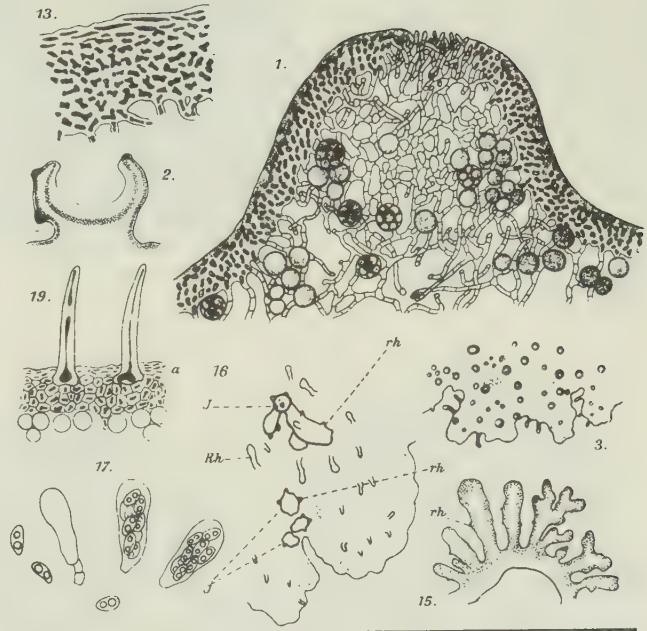


148

1 mm



Taf 1.



Rosendahl : Parmelien. Taf: 2.

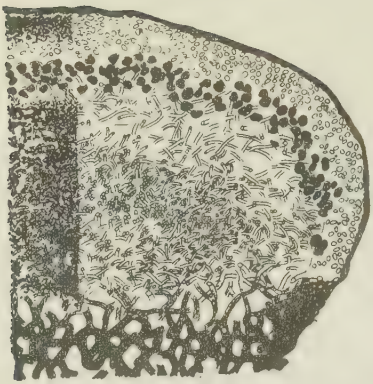


Fig. 13. *Anzia colpota* WAIN.
Querschnitt durch das Lager.
アメリカアンチごけもどき
（葉體横斷圖）

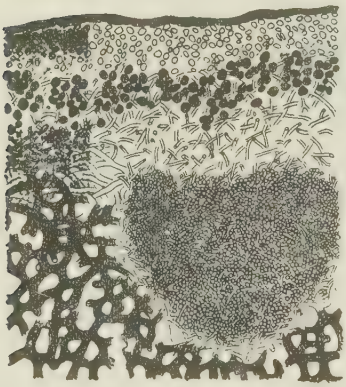


Fig. 19. *Anzia hypoleucoides*
MÜLL. ARG. emend. ASAHINA.
Querschnitt durch das Lager.
せすじアンチごけ葉體横斷圖

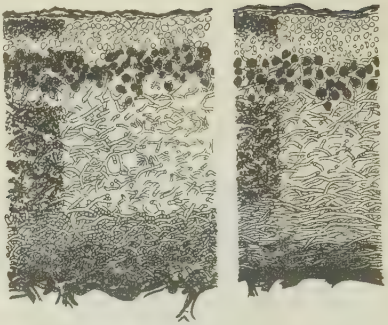
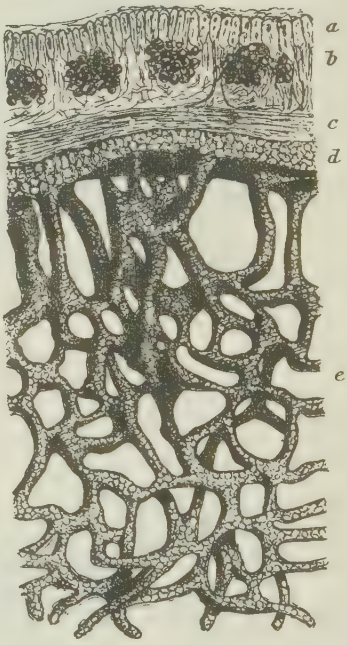


Fig. 8 *Anzia japonica* MÜLL. Arg. f. *typica*.
Querschnitt (links) und Längsschnitt (recht) des Lagers.
葉體横斷圖（左）及縱斷圖（右）



2. Pannoparmelia anzioides

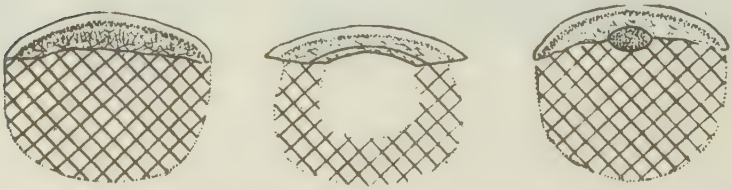


Fig. 1. Section of thallus. *Simplices* (left), *Duplices* (middle), and *Nervosae* (right).

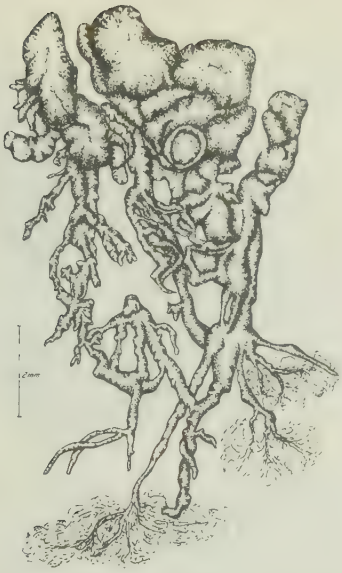


Abb. 11. *Squamarina gypsacea*. Interkalare Aufspaltungen und Verwachsungen

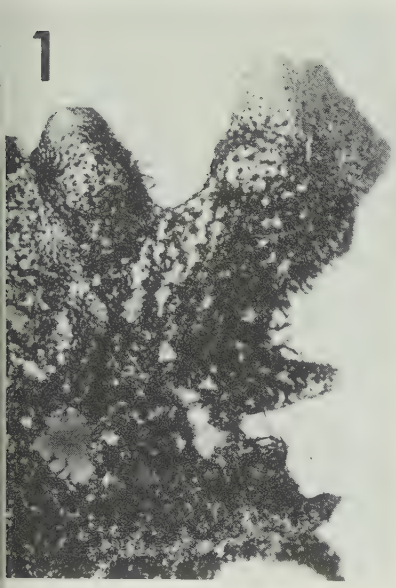
Abb. 13. Hyphenfilz vom *Dermatocarpon*-Typus bei *Lecidea decipiens*.

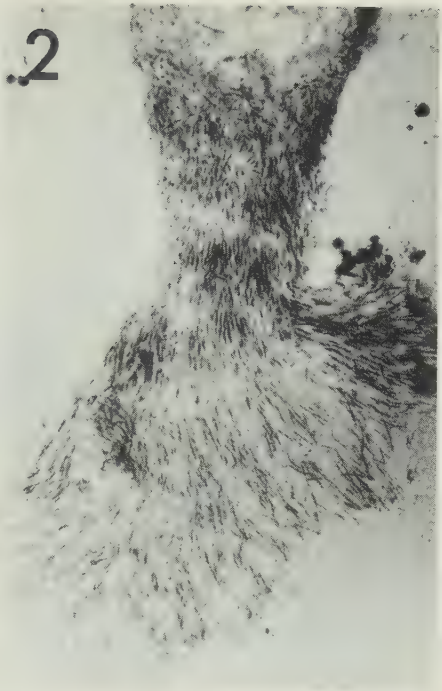
Abb. 1. Rhizinenstrang vom Squamarina-Typ, einfache, nach Art einer Pfahlwurzel verästelte Grundform bei *Buellia pulchella*. Filz an den Enden hier wie in anderen Abb. nicht eingetragen

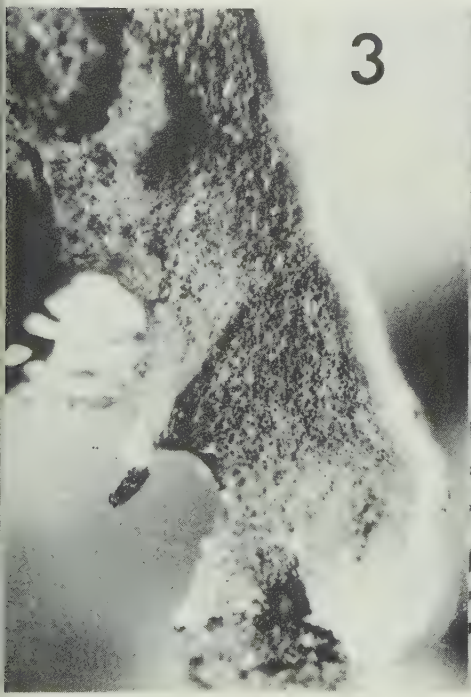
Stereocaulon coralloides mit Rhizinen

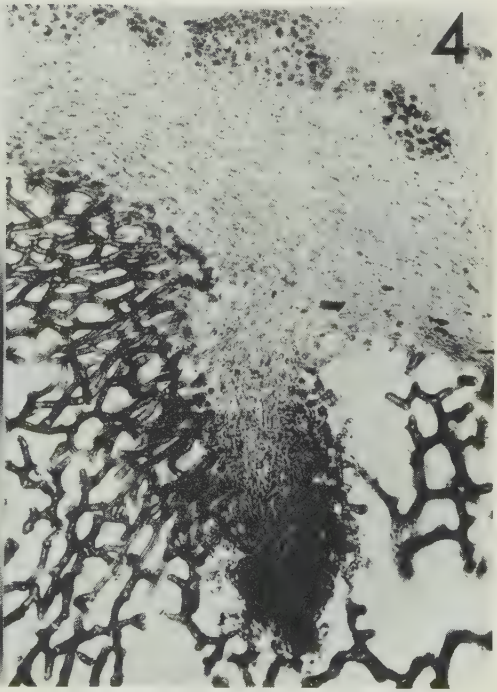
A
1cm
B
1cm
C
1cm
D
1cm
E
1mm

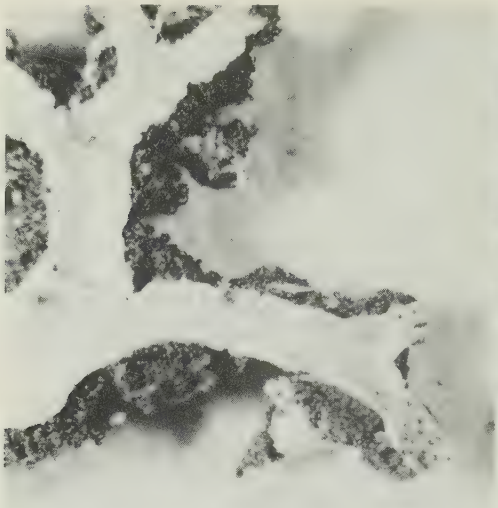
Annals of Botany.
Vol. XI., Pl. XVIII.
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15


1

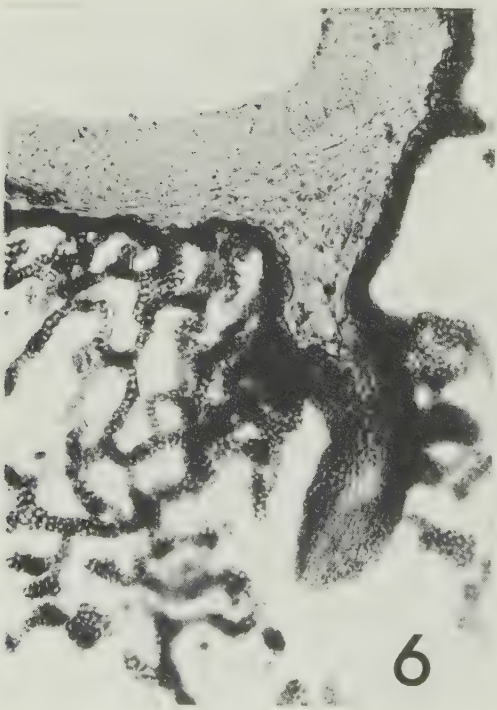

2


3

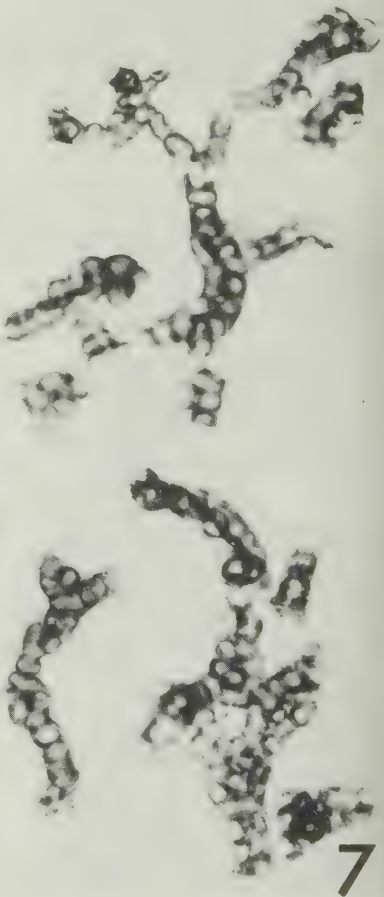

4



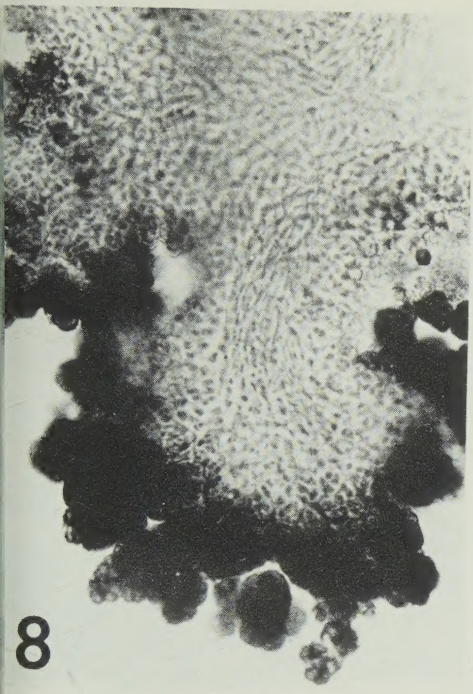
5



6



7



8

9

10

11

28

29

30

31

L E B E N S L A U F

Name: Hannemann / Vorname: Brigitte
geb. am 3. 11. 1941 in Quedlinburg
Vater: Günther Hannemann, Beruf: Ingenieur-Chemiker
Mutter: Magdalene Hannemann, geb. Schakat

Während des Krieges lebte ich mit meiner Mutter auf dem Landgut meiner Großmutter in Ostpreußen. Mein Vater fiel 1943 in Rußland. Im Januar 1945 wurden wir aus Ostpreußen heimatvertrieben. Mit meiner Mutter und meinen Angehörigen machte ich die Flucht über das zugefrorene Frische Haff und monatelange Arretierung in einem Schafstall mit. Im September 1945 kamen wir nach Berlin, wo ich seitdem ständig wohnhaft bin.
Im Sept. 1947 kam ich in die Grundschule. Ab April 1953 besuchte ich den neusprachlichen Zweig der Lily-Braun-Schule, OWZ, in Spandau. Dort legte ich am 29. Febr. 1960 die Reifeprüfung ab.

Am 9. 6. 1960 wurde ich an der Freien Universität Berlin in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät für die Fachrichtung Botanik immatrikuliert. Außer Botanik habe ich auch Zoologie wie ein Hauptfach - mit 2 Großpraktika - studiert. Im Nebenfach belegte ich Chemie und die für die Diplom-Laufbahn obligatorischen Vorlesungen und Übungen, die zu meinem Studienbeginn neben Physik, Chemie, Physikalischer Chemie und Mathematik auch Geologie und Paläontologie umfaßten. Daneben habe ich auch an zahlreichen nicht obligaten Veranstaltungen teilgenommen, um einen Einblick in die verschiedensten Gebiete der Biologie zu nehmen: u. a. Mikrobiologie, Hydrobiologie, Biochemie, Ökologie, Biologische Schädlingsbekämpfung, Virusforschung und Molekulare Genetik.
Im SS 1967 machte ich die Diplom-Vorprüfung in Biologie und bat Herrn Prof. Dr. J. Poelt am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie um eine Dissertationsarbeit. Eine von Prof. Poelt geleitete Lapplandexkursion im Sommer 1967 gab mir einen ersten Eindruck vom Formenreichtum der Flechten. Seit dem SS 1968 befasse ich mich mit dem Thema der Flechtenanhangsorgane. Nach vorübergehender Hilfsassistenten-Tätigkeit erhielt ich ein Promotionsstipendium, wodurch es mir möglich wurde, mich intensiv meinem umfangreichen Thema zu widmen.